MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B. Botanique. Tome III, fascicule unique. — Pages 1 à 159.

ESSAI D'UNE BIOLOGIE DE L'HOLOPHYTE DES LICHENS

Observations et Considérations sur le Cycle évolutif des Lichens

par

Albert SCHMIDT,
Docteur ès Sciences physiques,
Ingénieur chimiste.

PRÉFACE.

Je ne puis trouver de meilleure introduction à cette préface que les paroles qu'ITZIGSOHN en 1857 adressa aux algologues : « J'exhorte les algologues à ne manquer aucune occasion de porter leur attention sur les formes unicellulaires chaque fois qu'ils se trouvent en présence des Nostochinés ; elles en font d'ordinaire génétiquement partie : lorsqu'on se sera habitué à ces formes, on verra toujours réapparaître les mêmes formes unicellulaires avec les mêmes Nostochinés filamenteux. Si alors on ne tue pas tout jugement naturel par une foi aveugle, il ne sera pas difficile de trouver le fil qui relie les points qui se succèdent dans l'évolution.

Plus on l'examine, plus s'éclaircit le chaos qui au début nous trouble et nous déprime et plus apparaît limpide et gracieuse l'image des rangées ininterrompues de l'évolution de la végétation de ce groupe de végétaux qui s'impose à notre œil par la splendeur de ses couleurs et de ses formes.

Qu'on ne se laisse pas rebuter par l'opinion étroite d'après laquelle n'aurait de valeur pour la science que ce qui peut se déduire de cultures minutieuses et de préparations méticuleuses. C'est l'affaire des esprits libres de mettre la main dans la grande masse des phénomènes

Source : MNHN, Paris

vivants et de se procurer la lumière de la science par le flambeau de Prométhée.

Faites alors avec vos petites expériences l'épreuve des problèmes que nous avons résolus et nous aurons travaillé pour la science, chacun avec les talents qui lui ont été prodigués par Dieu ! »

Nul mieux que moi ne peut se rendre compte de ce qui manque à cet ouvrage pour être ce qu'il devrait être ; combien de détails j'aurais désiré pouvoir y ajouter ; combien de questions palpitantes sont restées sans réponse ; combien il faudra encore de recherches jusqu'à ce que les quelques centaines de familles des Lichens aient chacune leur description et les dessins de leur cycle évolutif, pour qu'on puisse en tirer des conclusions exactes sur l'évolution générale de toute la famille. Mais je pense qu'il vaut mieux, maintenant que j'ai pu tirer au moins une conclusion globale de mes recherches les donner telles quelles aux intéressés, d'autant plus qu'il ne me sera peut-être plus possible de donner une suite à ce premier essai.

S'il semble téméraire à beaucoup de botanistes, a dit Zukal, en 1875, de vouloir donner dans l'état actuel de nos connaissances un exposé total de la biologie des Lichens, il faut bien que quelqu'un ait le courage de commencer afin que la biologie des cryptogames ne reste pas *terra incognita* pour longtemps encore. La situation est la même après soixante-quinze ans. Même l'avis de Woronin, en 1872, est toujours actuel quand il dit que « la solution de la question, à savoir si les gonidies sont des Algues ou un produit des Lichens, est un des problèmes essentiels non seulement de la Lichénologie actuelle, mais de toute la Botanique. Il est certain que la plus petite contribution apportée à son éclaircissement sera du plus grand intérêt scientifique de quelque façon qu'on trouve la solution à la question ».

Je souhaiterais à cet exposé ce que Meyer, en 1825, a dit de ses travaux « que la sagacité et le talent d'observation confirment à d'autres mes indications. Ils verront également ce que j'ai vu, et ce que la nature offre partout à notre observation, si nous ne nous bornons pas à reconnaître les formes devenues immobiles, mais si nous voulons suivre le naissant et le vivant dans le changement de leurs rapports, dans lequel sont fondées l'évolution et la vie ».

Le montant extrêmement élevé qu'exige la publication de cet ouvrage m'a obligé à renoncer à traiter la bibliographie en détail malgré le grand intérêt qu'elle offre. J'ai dû réduire aussi à un seul exemple les figures de l'évolution de chaque morphode, tout en regrettant de ne pouvoir pas montrer la diversité qu'elles offrent.

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur le Professeur R. Heim, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris pour le grand intérêt qu'il a témoigné pour mon travail et la possibilité qu'il m'a donnée de le publier.

Barr (Bas-Rhin), le 5 février 1953.
6, rue Reiber.

Source : MNHN, Paris

PLAN D'EXPOSITION.

Chapitre I.

L'holophyte 7

Le cycle évolutif de l'holophyte des Lichens 9

A) Le cycle hétérogène des générations principales 12

1. Le Périthalle 12
2. Le Thalle 14
3. Les Progamètes et le Prothalle 17

B) Les cycles homogènes des générations auxiliaires 18

Historique de l'holophyte 20

Les constatations de Minks 20

Les Lichens examinés 22

Alternance des Générations 23

L'Holophyte du Rhizocarpon geographicum 25

1. Le Cystocarpophyte 26
2. Le Mioplaste 28
3. Le Gonimiophyte ou Gonimie 29
4. Le Progonidiophyte 30
   a) L'Ormodioplaste 30
   b) Le Progonidiophyte 31
5. Le Gonidiophyte 33
   a) Le Progamétoplaste 33
   b) La Gonidie 33
6. Les Gamétophytes 35
   a) L'Androgamétophyte 35
   b) Le Gynogamétophyte 36
7. Les Cycles auxiliaires 37

Explication de la Planche du Rhizocarpon 37

Chapitre II.

La Diplophase ou le Sporophyte 42

A) **Le Périthalle** 43

1. Le Cystocarpophyte (morphode unique) 44
2. Le gonimiophyte (deux morphodes) 48

Source : MNHN, Paris

a) Le Mioplaste, morphode mâle 48
Le Mioplaste du Pannaria 49
Le Mioplaste du Cladonia 50
b) La Gonimie, morphode femelle 51
La Gonimie du Collema 54
Mixtion ou Fusion sporogène 55

CHAPITRE III.

B) Le Thalle 57
1. Le Progonidiophyte (deux morphodes) 57
a) L'Ormodioplaste, morphode mâle 57
L'Ormodioplaste du Collema 59
L'évolution des Tristomes 62
Les Céphalodies 62
L'Ormodioplaste du Solorina 62
b) Le Progonidiophyte, morphode femelle 66
Progonidiophyte du Lecidea isidiosa 67
2. Le Gonidiophyte (deux morphodes) 70
a) La Gonidie, morphode femelle 70
Biatorella cinerea 71
Gyrophora Ruebeliana 72
Solorina bispora 74
Fonction des gonidies comme cellules auxiliaires 76
Physma polyanthes 77
Les Hétérocystes 83
Caloplaca elegans 85
b) Le Progamétoplaste, morphode mâle 91
Apothécies et Gynospores 93
Formation de l'Hyphe de la médulle 94
Origine unique des Progamètes 95
Pycnides et Androspores 95
Androspores et Conidies 96
Le Carpogone 97
Le développement des apothécies 101
Le Trichogyne 104
Les Soraux et Sorédies 104

CHAPITRE IV.

L'Haplophase et le Prothalle 106
Les Gamétophytes (deux morphodes) 106
a) L'Androgamétoplaste, morphode mâle 106
b) Le Gynogamétophyte, morphode femelle 107
Le Zygote 111
La fusion des Gamétophytes 111

Source : MNHN, Paris

Les Gonidies hyméniales 111
Transformation des Spores en Gonidies hyméniales.... 113
Staurothele rugulosa 116
Staurothele clopima 117

CHAPITRE V.

Les Homophytes ou générations auxiliaires 120
Les Homogynophytes 121
Les Homoandrophytes ou Homoplastes 122
Les Homothalles 122
La Phylogénèse des Lichens 125
Liste alphabétique des ouvrages cités 129

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I.

L'HOLOPHYTE.

Dans la conférence faite à Aspen lors de la fête du bicentenaire de la naissance de Gœthe (Saisons d'Alsace 1950, page 13) Albert SCHWEITZER a dit :

« Il y a deux genres de philosophie : la doctrinaire et la non doctrinaire.

La doctrinaire ne part pas de l'observation de la nature, mais applique à celle-ci les conceptions qu'elle s'est formées sur elle et l'interprète selon celles-ci. Elle est spéculative et entreprend de construire des systèmes.

La philosophie non doctrinaire part de la nature, s'attache à elle, et s'efforce de l'interpréter selon une observation et une expérience sans cesse élargies et approfondies. Elle est philosophie de la nature.

Ces deux courants de pensées suivent leur chemin l'un à côté de l'autre dans l'histoire de l'esprit ».

En ce qui concerne la nature des Lichens, DE BARY (20) était arrivé à l'alternative : ou bien les Lichens sont les stades d'évolution complets de végétaux dont les formes de développement incomplet étaient classés parmi les Algues, ou bien ces végétaux sont des Algues typiques qui prennent la forme de Lichens par suite de l'envahissement par certains ascomycètes parasites qui étalent leur mycélium dans leur thalle au fur et à mesure de leur expansion.

SCHWENDENER, sur la base de la philosophie doctrinaire s'était déclaré partisan de la seconde alternative et émit l'hypothèse que les Lichens sont formés par des Algues vivant en symbiose avec certaines espèces de champignons. Vu son point de départ de la philosophie doctrinaire, elle forme un article de foi et la discussion peut se continuer à l'infini, tant que les adversaires ne sortent pas de la sphère de la philosophie doctrinaire, tel que le démontre toute la littérature lichénique, après que SCHWENDENER ait émis son hypothèse. Il s'est contenté d'émettre cette théorie tout en laissant à d'autres le soin d'en démontrer le bien-fondé. Une grande série de recherches ont été faites dans l'intention de démontrer que la réalité correspondait à l'idée émise par SCHWENDENER. Les résultats n'ont pas donné la preuve que SCHWENDENER avait raison. La seule chose indubitablement démontrée est que les gonidies sont bien identiques avec certaines cellules vivant hors du complexe lichénique et qui sont pour le moment classées parmi les Algues. Aussi ne reviendrai-je que sommairement sur cette question, la considérant comme définitivement démontrée. Mais sur la vraie nature de ces cellules toutes les observations n'ont rien pu démontrer.

Source : MNHN, Paris

La question de savoir s'il s'agissait de vraies « Algues » ou de gonidies de Lichens vivant une vie autonome n'a pas été tranchée.

Dans mes recherches dont je vais donner les résultats dans l'exposé qui va suivre, je me suis inspiré de la philosophie non doctrinaire, et j'ai accumulé les observations jusqu'à ce qu'elles m'aient permis d'en tirer une conclusion, les complétant et les améliorant tant que nécessaire pour être sûr de mon affaire.

Mes résultats ont été en contradiction absolue avec l'hypothèse de SCHWENDENER. Les gonidies sont formées par le Lichen même dans le courant d'un cycle évolutif des plus compliqué. C'est ce cycle que je vais m'efforcer de démontrer.

Depuis 90 ans les adeptes de SCHWENDENER répètent avec un zèle infatigable et à chaque occasion qui se présente le dogme de leur maître que les Lichens seraient soit le produit de la vie en symbiose entre un « Champignon » et une ou plusieurs « Algues », soit que le maître Champignon tienne l'ilote « Algue » sous sa servitude.

Par ce travail incessant on est arrivé à ce résultat que tous les botanistes de la terre acceptent maintenant sans critique cette hypothèse, et considèrent le moindre doute à ce dogme comme un blasphème. Jusqu'à ces derniers temps il n'y avait plus qu'un seul incrédule : ELFVING, à Helsinki, mais je crains fort que la guerre ne l'ait emporté. Cette hypothèse de SCHWENDENER n'a en sa faveur, comme dit ACLOQUE, que son originalité. Ce parasitisme qui produit et à son parasite, et à sa victime une plus grande force vitale est bien fait pour plaire aux amateurs de nouvelles idées. L'homme scientifique scrupuleux n'accepte de nouvelles idées qu'après les avoir soigneusement examinées et contrôlées. Il serait difficile de trouver dans n'importe quel domaine scientifique une hypothèse qui ait été plus néfaste pour reconnaître la vérité que l'hypothèse de SCHWENDENER sur le dualisme des Lichens. Par la foi en ce dogme notre connaissance dans la biologie de ces modestes plantes a été menée dans une telle impasse, que depuis ce temps tout progrès a été étouffé dès le début. Même l'ancienne conception de la rotation du soleil autour de la terre a été moins néfaste en astronomie que le dogme de SCHWENDENER en botanique.

C'est lui qui est la cause de ce que les Lichens soient les seules plantes qui jusqu'à nos jours n'aient pas pu être classées dans le système naturel des plantes, et de ce que les mycologues trouvent que ce sont les algologues qui doivent s'en occuper et vice-versa, et de ce que les vrais apôtres préféreraient complètement éliminer cette classe de plantes.

Biologiquement et phylogénétiquement, les Lichens sont indubitablement ce qu'il y a de plus intéressant et de plus fascinant dans ce que la botanique peut nous offrir. Malheureusement le dogme de SCHWENDENER est arrivé à en faire la chose la plus répugnante et ennuyeuse qu'on puisse imaginer : une hyphe avec des spores, une algue d'une certaine forme et le lichen y est. Tout assoiffé de science cherchera vainement un livre, même le plus modeste, ou seulement un arti-

Source : MNHN, Paris

cle, s'occupant de la biologie ou de la phylogénie de ces plantes. Malheureusement le récent livre de DES ABBAYES [0,1] sur la Lichénologie (malgré tous les mérites qu'il a) n'a pas pu changer mon avis. Leur biologie diverge tellement de tout ce que nous connaissons de la botanique que si ces plantes d'un aspect si modeste nous étaient arrivées d'une autre planète leur développement ne pourrait guère différer plus de celui des autres plantes. Et pourtant elles présentent phylogénétiquement de multiples relations avec différentes autres espèces et l'on pourrait dire que s'il n'y avait pas de lichens il faudrait les inventer pour pouvoir comprendre la phylogénie de nombreuses plantes.

Si j'ai essayé de donner une esquisse de la biologie totale des Lichens, je me rends très bien compte que j'ai peut-être, en partant de l'un ou l'autre cas spécial, trop généralisé, de sorte qu'il est bien possible que par suite de recherches ultérieures l'une ou l'autre question de détail soit à rectifier. Toutefois, ayant pendant plus de vingt ans suivi et vérifié certaines idées émises comme supposition dans mon premier manuscrit de 1928 j'ai pu en connaître leur justesse (telle la question des ormodies, des gonidies auxiliaires, des spores-pollen), et suis plus que jamais persuadé de l'exactitude grosso-modo de ce que je vais exposer.

Quant à la méthode employée pour arriver à ces résultats, j'ai suivi celle qu'a employé FRANK [100] (1) pour ses recherches sur les lichens, et qui lui a donné des résultats intéressants. Toutefois ceux-ci sont restés incomplets puisque, sous l'influence de l'hypothèse de SCHWENDENER, il a été incapable de reconnaître les liens qui existent entre les différentes cellules constatées dans les lichens qu'il a examinés. Cette méthode ne suppose aucune hypothèse, elle se base sur le procédé souvent employé en morphologie pour suivre des évolutions non accessibles à l'observation directe, c'est-à-dire la comparaison et la mise en série logique des différents stades d'évolution tels qu'ils se trouvent dans la nature.

Un seul coup d'œil au microscope sur une préparation d'un thalle de lichen suffit, pour se persuader qu'il est impossible d'établir mentalement cette succession de toutes les formes qui se présentent, leur nombre étant beaucoup trop grand. Il ne faut pas oublier pour ces études, que les lichens ne doivent pas être considérés comme des plantes individuelles dans le sens ordinaire de ce mot, mais qu'ils sont composés (tel que par exemple une colonie de coraux) de centaines et de milliers d'individus « Zellinge » formant un individu d'unité supérieure.

LE CYCLE ÉVOLUTIF DE L'HOLOPHYTE DES LICHENS.

Le cycle évolutif des Lichens contraste fortement avec tous les autres cycles du règne végétal. Il est donc indispensable de donner un

(1) Les numéros en caractères gras en parenthèses derrière les noms d'auteurs se rapportent à la liste des auteurs énumérés dans la bibliographie.

Source : MNHN, Paris

aperçu sommaire du circuit pour faciliter la compréhension du connexe entre les différentes phases dont nous donnerons la description détaillée.

L'holophyte, c'est-à-dire la plante totale des Lichens, se compose de six générations. La génération phylogénétiquement la plus ancienne, ne possède qu'une morphode, alors que les autres en possèdent chacune deux. Restant dans les désignations usuelles, j'appellerai l'une des deux morphodes le gynophyte (plante femelle), l'autre l'androphyte (plante mâle). Alors qu'en général on sous-entend par fécondation la fusion des noyaux lors de l'union des deux sexes, suivie de la réduction chromatique, un tel processus ne se produit certainement qu'une seule fois dans le cycle évolutif des Lichens.

Tous les autres actes qui mènent chez les Lichens au développement d'une nouvelle génération, morphologiquement différente de la précédente, sont déclanchés par l'échange ou l'absorption de plasme entre les deux morphodes correspondantes. Je désigne cette fusion du nom de « *mixtion* ». L'alternance des générations qui s'en suit est donnée dans le schéma (fig. 1) pour lequel j'ai choisi quelques formes typiques de différents Lichens, faisant mieux ressortir la différence des morphodes qui n'est en réaltié pas toujours aussi claire. L'ensemble de cette succession de générations hétérogènes dans laquelle chaque nouvelle génération diffère de par sa morphologie et sa biologie de la génération précédente, forme le cycle des générations principales.

Dans le schéma le cycle est représenté tel qu'il se présente lorsque chaque morphode est issue d'une spore produite par la morphode mère. Cela n'est pas nécessairement toujours le cas. C'est ainsi que par exemple le mioplaste peut être produit par la cellule qui porte le cystocarpe, la cellule ou l'hyphe hypogyne, dans quel cas la nouvelle morphode doit être considérée comme faisant partie du cystocarpophyte. Dans d'autres espèces il est issu des cellules extérieures du cystocarpe, de ces mêmes cellules qui encore dans d'autres espèces peuvent former à l'intérieur de leurs amas des spores, desquelles sortiront les mioplastes. On peut alors hésiter dans quelle génération le placer, selon que l'on considère les cellules du cystocarpe comme cellules végétatives ou comme spores, car toutes les transitions existent.

Dans d'autres espèces encore l'androphyte est issu de stylospores produites par l'hyphe (1) du cystocarpophyte, ou encore d'androspores

(1) Ce mot apparait vers 1877 dans le langage botanique. Nylander 1858 ne parle que d'éléments filamenteux. Bornet 1873, Babikoff 1878 emploient hypha au masculin. Brisson (1877) emploie hypha au masculin et hyphe au féminin. A partir de ce moment nous trouvons le mot hyphe employé aux deux genres. Je cite au hasard : au masculin l'emploient *Hennegny* 1883, Acloque 1893, Harmand 1894, Vuillemin 1907, Hue 1912 ; au féminin : Rietsch 1882, Richard 1884, Marchand 1896, Roncebay 1904, Werner 1931.

Richard dit à ce sujet : « Henneguy fait le mot hyphe masculin. Ce mot qui n'a pas encore pris place dans les dictionnaires de la langue française, est de formation latine moderne, hypha, d'où les Anglais ont fait hyphae. C'est à cause de cette origine qu'il doit être employé dans notre langue avec le genre féminin ». Marchand dit : « Le mot hyphe, qui vient du grec : ὑφή : tissu, est *malgré cela*, employé pour les filaments isolés, tissulés ou non.

Le dictionnaire Larousse indique hyphe au masculin. Des Abbayes dans son ouvrage tout récent emploie hyphe au féminin.

Source : MNHN, Paris

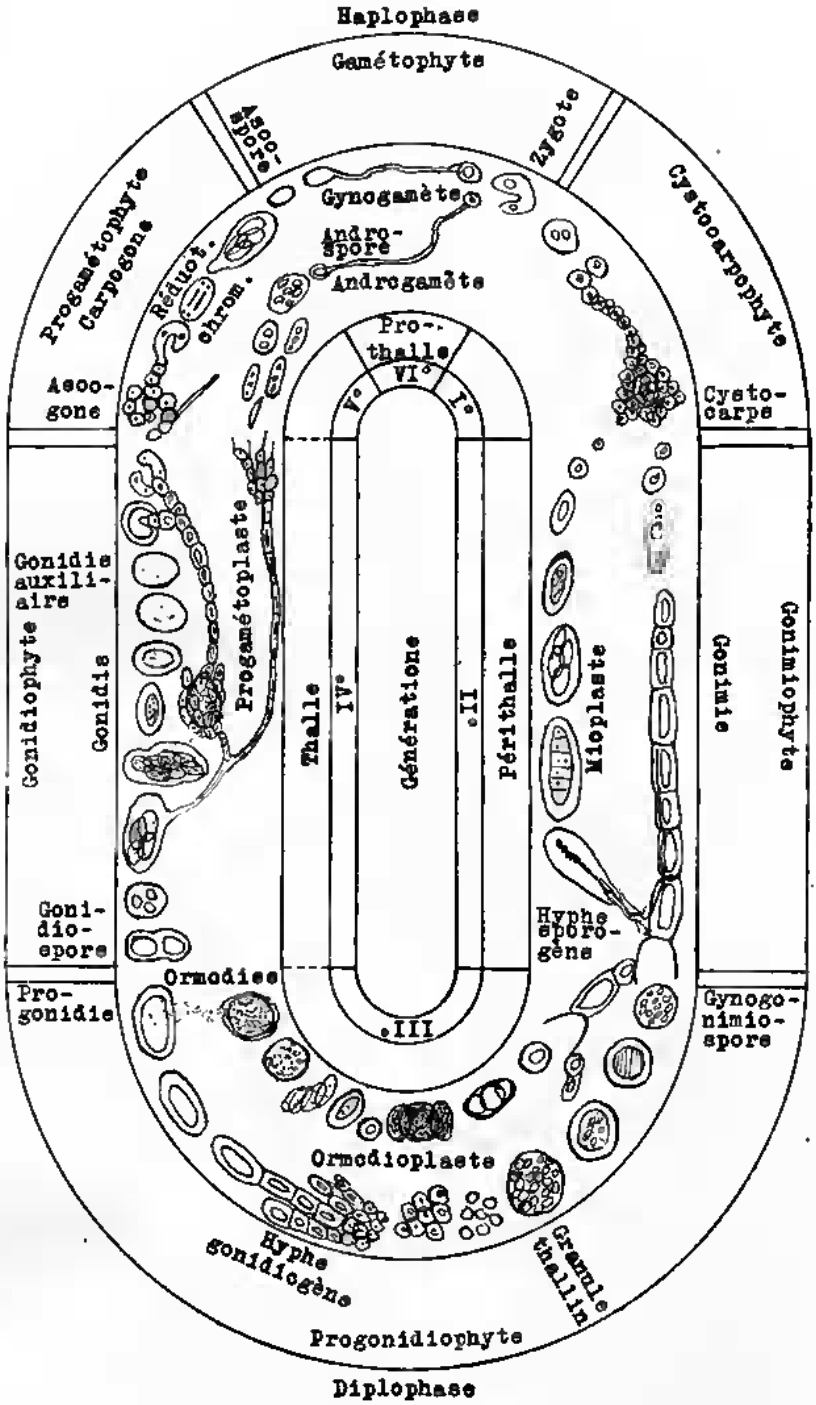


Fig. 1. — Schéma du Cycle évolutif de l'Holophyte des Lichens.

Source : MNHN, Paris

formées dans le cystocarpe comme des gynospores (avec ou sans asques) et mélangées à celles-ci dans le même hyménium. Dans ce dernier cas l'androphyte doit sans doute être rangé dans la génération suivante. La séparation des générations peut donc se présenter de trois façons différentes, dont la première présente évidemment le stade phylogénétiquement le plus ancien, la troisième par contre est le stade le plus développé dans lequel l'androphyte est devenu autonome.

J'ai donné le nom de zygote au produit de la mixtion de l'andro- et gynogamétophyte, c'est-à-dire des hyphes issues de la germination des pycnoconidies (androspores) et des gynospores (ascospores), en analogie avec ce qui est d'usage pour les ancêtres phylogénétiques des Lichens, les Floridées. L'avenir décidera si cette désignation est bien choisie ; une mixtion se produit, mais il serait encore à examiner à fond s'il y a fusion des noyaux à ce moment. Si une telle fusion se produit en général dans le cycle, c'est certainement à cette place qu'elle doit être cherchée.

Pour des raisons d'ordre pratique je groupe la série des générations successives en périthalle, thalle et prothalle. Le périthalle englobe les deux générations phylogénétiquement les plus anciennes, le cystocarpophyte et le gonimiophyte. Le thalle est formé par le progonidiophyte et le gonidiophyte, et représente normalement la partie de l'holophyte à laquelle seule la lichénologie, jusqu'à présent applique le nom de Lichen. Le prothalle est formé par les gamétophytes, soit les mycéliums issus de la germination de la gyno- et androspore. Ceux-ci sont saprophytes, et ne contiennent pas de chlorophylle. Leur mixtion donne lieu à la formation de la zygote, de laquelle part le cycle.

A. Le cycle hétérogène des générations principales.

1. Le Périthalle.

Le cystocarpophyte qui représente la première génération et la première morphode procède de la zygote. La formation du cystocarpe par le cystocarpophyte peut se faire de deux façons. Minks [211] qui a décrit les deux façons de sa formation les désigne comme gonangium et gonocystium. Ce dernier, d'après lui, phylogénétiquement le plus ancien des deux, est un carpe à sporulation qui produit les carpospores d'après le procédé de formation cellulaire libre (*Gloeocapsa, ascospores*). Le gonangium par contre est un carpe formé par l'amas plus ou moins globuleux de cellules isodiamétriques issus par gemmiparités successives des cellules de l'hyphe provenant elle-même de la zygote.

Dans le schéma j'ai choisi le gonangium comme étant de loin le plus fréquent des deux formes. Sur la base de ces deux types du cystocarpe, on peut séparer les Lichens en deux grands groupes, pour lesquels je propose les noms de *Gonangiacées* et *Gonocystiacées*, auxquels s'en ajoutent encore d'autres.

Source : MNHN, Paris

Parmi ces derniers nous avons par exemple : *Ephebe, Spilonema, Sinalissa, Lichina, Solorinella,* beaucoup d'espèces des genres *Lecanora, Lecidea* et *Lecidella.*

Parmi les *Gonangiacées* nous trouvons des espèces plus communes telles que : *Parmelia, Usnea, Rhizocarpon, Umbilicaria, Psoroma, Cladonia, Arthonia, Thelotrema, Pyrenula, Collema, Leptogium, Pannaria, Placynthium, Petractis,* ainsi que certains *Lecanora* et *Lecidea.*

A l'intérieur du cystocarpe il se forme selon l'espèce de Lichens soit des cellules vertes, soit des spores incolores qui représentent les cellules mères de la prochaine génération, le Gonimiophyte.

L'androplaste de la première génération, la deuxième morphode, forme des filaments d'hyphes qui servent, non seulement à la fusion sporogène avec la gonimie, mais forment également le tissu hyphique qui servira de substratum à la gonimie pour former le périthalle qui est souvent du même genre que les vrais thalles ; j'ai donc désigné les androphytes qui jouent ce rôle comme hyphoplastes, et en particulier celui du gonimiophyte comme *mioplaste.*

La gonimie et le mioplaste sont les deux morphodes du gonimiophyte qui forment la seconde génération.

Je n'ai jusqu'à présent pas pu déterminer pour quelles raisons certaines cellules du cystocarpophyte forment des gonimies, d'autres des mioplastes. Je n'ai jamais, dans cette morphode, pu observer quelque chose ressemblant à une mixtion. Peut-être les cellules sont-elles dihaploïdes comme certaines hyphes du thalle, contenant un noyau + et un — et que dans certaines conditions les deux noyaux, lors de la scission de la cellule sont isolés chacun dans une cellule-fille qui serait alors des cellules mâles et femelles, l'andro- et le gynophyte.

La carpospore qui contient ou non de la chlorophylle donne naissance à la gonimie qui, elle, contient finalement toujours de la chlorophylle. A cause de la grande analogie avec les gonidies du thalle, (dans les Graphidées par exemple, elle est considérée par la lichénologie comme gonidie) je lui ai donné le nom de *gonimie.* Cette expression créée par NYLANDER pour les gonidies nostocoïdes, qui font partie de différentes morphodes, donnerait lieu à des confusions si on continuait à l'employer dans le sens de NYLANDER. Parmi les gonimies, on trouve surtout des formes gloeocapsoïdes, palmelloïdes et trentepohloïdes. Elles-mêmes ou leurs homophytes ont souvent la faculté de produire des zoospores de sorte que cette morphode est parfois aussi désignée par zoosporophyte.

Le *mioplaste* est la morphode la plus riche en formes de tout l'holophyte. Son étude est trop peu avancée pour pouvoir en donner une description applicable à toutes les espèces. On y trouve des formes palmeltoïdes, gloeocapsoïdes, stigonémoïdes et jungermannoïdes (*Pannaria*). Dans d'autres espèces, telles que *Psoroma hypnorum, Placynthium caesium, Cladonia papillaria,* les mioplastes ont, non seulement les formes typiques des Jungermannia, mais aussi leur multiplication par propagules. L'on y trouve également des formes considé-

Source : MNHN, Paris

rées pour le moment comme lichens, surtout des espèces à spores brunes, bipolariloculaires. Celles-ci produisent dans leurs hyméniums des stylospores qui reproduisent le cystocarpophyte.

Le périthalle englobe toute une série de stades qui, jusqu'à présent n'ont pas été considérés comme faisant partie des Lichens. Par contre les gonimies trentepohloïdes des Graphidées sont considérées comme les gonidies de ce lichen, tandis que le mioplaste scytonémoïde de *Petractis clausa* est décrit comme « gonidie » de ce lichen.

2. Le Thalle.

Le progonidiophyte évoluant en gonidiophyte forme avec celui-ci le thalle, la seule partie de l'holophyte qui est en lichénologie considérée comme le vrai lichen. Il forme souvent, mais pas toujours, la masse la plus importante des diverses générations de la plante complète.

Le progonidiophyte, au sens restreint, procède d'une cellule de la gonimie qui, après mixtion avec l'hyphe sporogène du mioplaste se transforme en gynogonimiospore.

Cette mixtion, ou fusion sporogène, peut se faire de plusieurs façons. Elle est relativement facile à suivre chez les gonimies trentepohloïdes, où l'on peut voir l'hyphe sporogène, produite par le mioplaste, pénétrer sous forme de filaments très fins entre la paroi extérieure et le plasme des cellules du « *Trentepohlia* ». Il ne se produit alors sans doute qu'une mixtion cytoplasmique, car on n'observe jamais l'hyphe pénétrant comme telle dans le plasme de la cellule. Le contenu des cellules qui ont été envahies par l'hyphe commence par la suite à se transformer. On voit d'abord apparaître dans son plasme des gouttelettes hyalines, du même aspect et de même capacité de coloration que le plasme de l'hyphe. Dans les cellules des gonimies trentepohloïdes avec plasme jaune, on voit ensuite bientôt se former de la chlorophylle. Après quelques transformations le contenu se présente finalement, comme lors de la formation de zoospores, sous forme de petits grains, mais qui contiennent de la chlorophylle. Lors de la libération de la spore du sporangium — contrairement à ce qui se passe avec les zoospores — ces grains ne sont pas libérés mais restent réunis par la membrane qui les entoure.

Dans la suite du développement les granules verts sont résorbés par le plasme, le contenu de la cellule devient homogène et, dans beaucoup d'espèces, se colore intensément en jaune ou orange ; simultanément la membrane extérieure s'épaissit fortement, et la gynogonimiospore est complètement formée. C'est une hypnospore, ayant souvent la forme urococcoïde caractéristique, reliée d'un côté à une série de membranes vides. Cette spore peut se multiplier par scissiparité.

Les morphodes trentepohloïdes se trouvent assez fréquemment chez les lichens où elles sont considérées comme gonidies. Dans aucun des lichens que j'ai examinés, le « *Trentepohlia* » n'était gonidie, mais

Source : MNHN, Paris

sans exception gonimie. Les gonidies de ces espèces sont généralement très petites, stichococcoïdes.

Après une période de repos la suite du développement de la gonimiospore reprend au printemps. Il apparaît alors une série de grains verts dans le plasme jaune ; la membrane épaisse est résorbée et finalement tout le contenu de la spore est transformé en petites cellules rondes, vertes, entourées chacune d'une membrane. Elles restent agglomérées en une masse globuleuse, le *granule thallin*, duquel procédera le thalle. Cette formation du thalle, à partir du granule, varie beaucoup selon les espèces. Dans certains lichens crustacés, le conuexe des granules se relache et les grains qui le composent passeront de manière autonome par une série de transformations aboutissant finalement à des cellules sans chlorophylle, l'hyphe gonidiogène. C'est l'hyphe qui forme la marge de beaucoup de lichens crustacés, et qui, à tort, est souvent désignée en lichénologie comme prothalle.

Cette transformation débute par la résorption complète de la membrane extérieure, libérant ainsi les petites cellules de l'intérieur. Celles-ci s'agrandissent, leur membrane s'épaissit, elles deviennent de plus en plus longues, prennent l'aspect d'hyphe tout en perdant simultanément leur chlorophylle, c'est devenu l'*hyphe gonidiogène*.

Dans les lichens munis de cortex, le développement est différent. Le granule thallin ne se désagrège pas ; il forme d'abord une petite boule ne contenant qu'une seule espèce de cellules vertes. Par la suite les cellules de la surface supérieure se transforment — par un procédé similaire à leur évolution en cellules de la marge chez les lichens crustacés — en un cortex formé par des cellules sans chlorophylle qui restent collées ensemble, formant un paraplectenchyme d'hyphe gonidiogène. Dans ce stade on a un thalle minuscule formé à l'intérieur exclusivement de cellules vertes — qui ressemblent beaucoup aux gonidies — mais qui sont biologiquement tout à fait différentes de celles-ci, car elles se transforment petit à petit complètement en hyphe gonidiogène. Entre les cellules vertes on cherchera vainement des hyphes ; ce n'est donc pas encore un vrai thalle.

Avant de continuer à suivre son développement voyons ce que devient la morphode mâle de cette génération : l'ormodioplaste. Nous avons vu que de la gonimie, entrée en mixtion sporogène avec le mioplaste, il résulte le granule thallin. La gonimie restée sans mixtion suit un tout autre développement, un des plus surprenants de la biologie des Lichens. Il semble se trouver avec peu de modifications chez le plus grand nombre des lichens sinon chez tous. L'ormodioplaste passe durant son évolution par une forme qui ressemble à s'y méprendre au pollen des pins, raison pour laquelle je lui ai donné le nom de *spore-pollen*.

Comme pour la gynogonimiospore une cellule de la gonimie — mais sans mixtion préalable — devient cellule mère du sporange dans lequel se développera la spore-pollen, tout comme dans d'autres conditions il s'y forme des zoospores. Parmi des centaines de sporanges

Source : MNHN, Paris

examinés, on en trouve parfois, dans lesquels, à travers leur membrane, on peut distinguer la structure caractéristique de l'exine de la spore-pollen. Elle sort du sporange par des dilatations et contractions ressemblant étrangement à un enfantement. Après la sortie du sporange en forme de boules, sa membrane extérieure se déchire et les deux ailettes caractéristiques du pollen se déploient. Dans ce stade la spore-pollen peut encore s'agrandir de plusieurs fois la dimension qu'elle a lors de la sortie du sporange. Son développement ultérieur varie selon l'espèce. Chez toutes on voit d'abord se former à l'intérieur de la partie centrale quelques cellules hyalines. Dans certaines espèces celles-ci se développent en cystes d'ormodies qui, lors de leur maturité, gonflent dans l'eau, expulsant des gouttelettes contenant des cellules hyalines de 1 à 2 μ de diamètre, les *ormodies*.

Dans d'autres espèces, les cellules hyalines formées à l'intérieur se teintent par de la chlorophylle. Ces cellules vertes sortent de la spore-pollen, prennent des formes gloeococcoïdes, et se transforment à la surface de ces lichens en glomérules, connues en lichénologie, sous le nom de céphalodies. Finalement celles-ci se transforment également en ormodies.

Les ormodies se propagent d'abord à la surface du thalle sous forme d'une couche mince paraplectenchymateuse à cellules isodiamétriques, l'hyphe ormodiogène, de laquelle se détachent les ormodies isolées, pourvues d'un mouvement autonome comme les androspores. C'est de là que les ormodies entrent en action pour la formation de gonidies.

Nous venons de voir que les hyphes gonidiogènes forment soit la marge des lichens crustacés, soit la couche supérieure des lichens à cortex. On voit alors dans la suite du développement de cette hyphe se former des cellules plus grandes et à parois très minces, les progonidies. La grosse membrane des progonidies est résorbée par le plasme jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une membrane très mince. C'est à ce moment que les ormodies pénètrent dans le plasme de la progonidie. Déjà pendant la résorption de la membrane des progonidies, les ormodies se mettent — probablement attirées par chimiotactisme — en route vers elles et se collent à leur surface. Lorsque la membrane est devenue assez mince ils pénètrent un ou plusieurs, à travers celle-ci dans le plasme. A partir de ce moment la progonidie est devenue gonidiospore et la production de la chlorophylle commence, menant finalement à la formation de la gonidie. En principe l'évolution suit ce chemin, dans le détail chaque espèce a son évolution typique.

La transformation de la gonidiospore en gonidie se fait de telle façon que le contenu de la cellule se transforme en gonidies alors que sa membrane se transforme simultanément en hyphe — médulle ou progamétoplaste — libérant ainsi les jeunes gonidies. Ce n'est qu'à partir de ce moment que le granule thallin contient de l'hyphe médullaire et devient thalle complet.

Source : MNHN, Paris

Je n'entrerai dans les détails de la formation des gonidies à partir du granule thallin que lors de la description de son évolution chez différentes espèces de lichens.

3. Les Progamètes et le Prothalle.

La formation des progamètes c'est-à-dire de l'andro- et de la gynospore part de l'hyphe de la médulle du thalle, donc de la membrane extérieure des cellules de l'hyphe gonidiogène respectivement de la gonidiospore. C'est d'elle également que part la formation des sorédies ou gemmules mixtes. Biologiquement on peut donc considérer la médulle comme hyphe progamétogène ou la totalité de toutes les formations qu'elle englobe comme progamétoplaste. Pycnide, soral et apothécie procèdent tous les trois de l'hyphe de la médulle. Les pycnides qui dans leur intérieur sectionnent sur des stérigmes des androspores (pycnoconidies, spermaties) sont formées directement et uniquement par l'hyphe de la médulle, sans aucune participation des gonidies. Elles peuvent donc aussi se former sur des thalles exempts de gonidies.

L'origine des soraux est la même que celle des pycnides, mais au lieu de former des stérigmes, l'hyphe se réunit avec des gonodies en glomérules poudreuses qui se séparent du thalle et peuvent former de nouveaux thalles.

Pour la formation de l'apothécie, comme pour celle du soral, la présence de gonidies est absolument indispensable. Mais, tandis que les gonidies entrent sans aucun changement dans la composition du soral, pour la formation de l'apothécie une transformation très typique, celle en gonidies auxiliaires, est nécessaire, permettant la mixtion avec le progamétoplaste et ensuite la formation de l'apothécie. Cette transformation est depuis longtemps connue pour les gonidies nostocoïdes où il en résulte les hétérocystes, dont le rôle biologique était jusqu'ici obscur. Les gonidies d'autre nature subissent une transformation analogue, mais moins frappante que chez les « Nostoc ». Retenons pour le moment tout simplement que tout le contenu de la gonidie, en train de se transformer, se liquéfie petit à petit et devient hyalin, la membrane devient très mince et ne représente finalement plus qu'un sac rempli de glycogène ou d'un produit similaire.

Le contenu de ces gonidies auxiliaires hyalines est résorbé par certaines hyphes de la médulle qui sont alors désignées comme hyphes hypogynes. Cette résorption se fait soit du mucilage du thalle dans lequel les gonidies auxiliaires ont déversé leur contenu (par diffusion ou par déchirure de leur membrane), soit par accolage ou même par soudure de l'hyphe à la membrane de la gonidie auxiliaire, soit encore directement par des suçoirs envoyés par l'hyphe à travers la paroi des cellules auxiliaires. Par suite de l'absorption du contenu de ces cellules, l'hyphe hypogyne, se transforme, par la production d'un plasme plus riche en *hypoascogone*.

Celui-ci forme directement les cellules-mères des paraphyses. La

Source : MNHN, Paris

formation de l'ascogone, duquel procèdera l'apothécie avec les asques, est probablement amorcée par l'échange de noyaux de cellules voisines par des diverticules. Je n'insiste pas ici sur l'évolution du carpogone, c'est-à-dire de tout l'appareil qui produit le carpe, l'hypoascogone, le trichogyne, l'ascogone, l'hyphe ascogène, l'asque avec les gynospores ainsi que le paraphysogone et les paraphyses. Nous y reviendrons dans la description détaillée.

Par la germination et l'évolution sur un substratum adéquat les gynospores forment de petits feutres d'hyphes de gynogamétophytes. Sur ces filaments des petites protubérances s'élèvent au-dessus du substratum, des carpogones. C'est dans ces cellules que se fait la fusion (ou fécondation ?) avec les androspores ou le produit de leur septation, les septidies. Je le désigne comme zygote, avec toute réserve quant à la fusion de noyaux qui semble possible à ce moment, mais qui n'est nullement encore démontrée.

Dans d'autres espèces la fusion des deux gamétophytes peut se faire à des places quelconques des deux hyphes, ou comme dans le *Rhizocarpon*, par la pénétration des septidies dans les gynospores murales, de sorte que lors de la germination de celles-ci, il n'en procède plus le gynogamète, mais des cellules de la prochaine génération, du cystocarpophyte.

B. Les cycles homogènes des générations auxiliaires.

Outre ce cycle hétérogène des générations principales de l'holophyte des Lichens, chaque morphode possède un cycle autonome de générations auxiliaires, par lequel elle se reproduit dans une indépendance absolue du cycle principal. Dans ces cycles homogènes de générations auxiliaires la morphode ne reproduit exclusivement que des individus morphologiquement et biologiquement identiques à elle-même. Je désigne les individus produits dans ce cycle comme homophytes resp. homoplastes. Ils ne représentent qu'une reproduction purement végétative de la morphode, destinée à augmenter le nombre des individus et peuvent se multiplier à l'infini ; sans jamais retourner dans le cycle principal. Ce n'est que lors de la rencontre et de la mixtion des deux morphodes correspondantes d'une génération que le retour dans le cycle principal peut se faire.

Les homophytes de ces morphodes sont pour la plus grande partie connus et décrits soit comme « Algues », soit comme « Champignons ». Parmi les homophytes on trouve des formes gloeocapsoïdes, protococcoïdes, trentepohloïdes, cladophoroïdes, ulvelloïdes, nostocoïdes, et stigonémoïdes. Parmi les homoplastes les formes cyanophycoïdes prennent le dessus, telles les gloeocapsoïdes, lyngbyoïdes, nostocoïdes, scytonémoïdes, rivularioïdes, stigonémoïdes, et se joignant à ces derniers des jungermannoïdes, et même lichenoïdes.

Pour qu'un cycle auxiliaire d'une morphode puisse s'établir, la condition primordiale est qu'elle possède suffisamment d'autonomie

Source : MNHN, Paris

pour pouvoir vivre détachée de sa cellule mère. Une simple multiplication par scission ou par bourgeonnement présente alors le cycle homogène le plus simple.

Alors que chaque morphode a la faculté de se multiplier à l'infini pour elle seule, te gonidiophyte possède un cycle spécial auquel participent le progamétoplaste et la gonidie en commun. Dans les soraux et les isidies se forment des petites glomérules pulvérulentes composées de gonidies entourées d'hyphes qui, se séparant du thalle peuvent se développer en nouveaux thalles.

Le progamétophyte semble posséder encore une autre possibilité de former de tels homothalles. D'après certains essais de culture il semblerait que les hyphes produites par la germination des andro- ou gynospores pourraient se réunir avec des homogonidies pour former des thalles ; mais ces essais ne paraissent pas absolument concluants. En effet les gamétophytes semblent bien haploïdes, alors que le progamétoplaste est dihaploïde. Toutefois dans beaucoup de lichens on trouve deux espèces de « pycnoconidies », des plus grandes et des plus petites. Il est possible que les grandes soient dihaploïdes et les petites haploïdes. Les premières seraient alors de vraies conidies, pouvant reproduire le progamétoplaste alors que de la germination des secondes sortirait l'androgamétoplaste pour lequel les homogonidies n'offriraient qu'un substratum favorable à son développement. Je n'ai pas suivi l'évolution des noyaux dans le cycle de l'holophyte. Comme beaucoup d'autres questions celle-ci n'est pas encore étudiée.

Source : MNHN, Paris

HISTORIQUE DE L'HOLOPHYTE.

> Philosophical biographers of lichens have been very few — physiologists, I mean — who have given themselves the time-consuming, and often fruitless, task of studying all the phases of development of even a single lichen. Such taborer I believe to be of the most recondite character.
>
> W. LAUDER LINDSAY (1868).

Peu de sujets de la science botanique, dit A. L. SMITH [284], n'ont suscité autant de réflexions spéculatives et de discussions scientifiques que la question des éléments qui composent le thalle des Lichens. Il y a une telle différence entre les cellules vertes et les filaments incolores qui forment le lichen que l'on a toujours à nouveau essayé de résoudre le problème de leur formation et de leur fonction, pour trouver une explication satisfaisante de la parenté entre les Lichens et les autres plantes. L'historique de ces recherches a été fait si souvent par SCHWENDENER [280], ELFVING [94], et d'autres, qu'il n'est pas utile d'y revenir.

J'ai indiqué (fig. 2) les sphères englobant les éléments qui, d'après les trois conceptions essentielles entreraient dans la composition d'un Lichen, celle de WALLROTH [329], de SCHWENDENER [280] et de MINKS [211].

WALLROTH en 1828 considérait les sorédies comme les organes principaux de la propagation des Lichens qui sont composés de filaments hyphiques et de cellules vertes. Les avis de FRIES [118] et de KOERBER [180] ne diffèrent pas notablement de cette conception. SCHWENDENER englobe dans l'holophyte les gonidies, qu'il considère comme des algues, et l'unique hyphe, tout en donnant plus d'importance à l'ascospore que les précédents, vu qu'il considère cette hyphe comme un ascomycète parasite sur les gonidies.

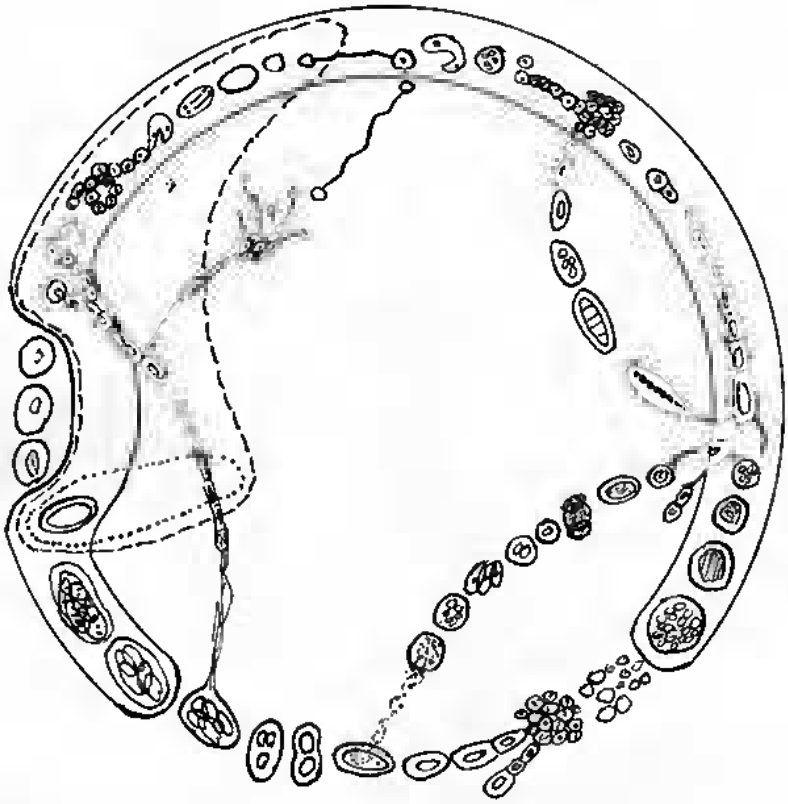
LES CONSTATATIONS DE MINKS.

Parmi les lichenologues qui s'élevèrent contre l'hypothèse de SCHWENDENER, ce fut MINKS qui eut la conception la plus avancée sur le développement de l'holophyte des Lichens. Ses idées, malheureusement exposées d'une façon très peu claire dans son « Gonangium und Gonocystium », lui valurent la critique unanime des partisans de SCHWENDENER. Ses ouvrages sont à l'index des lichenologues ; malgré leur réel intérêt il est rare qu'ils soient cités.

Il a reconnu presque toute la suite des morphodes féminines, des gynophytes, mais il a considéré les cellules vertes du granule thallin

Source : MNHN, Paris

comme vraies gonidies qui se transformeraient petit à petit, sans passage par d'autres formes, en gonidies thallines. L'évolution de l'hyphe-gonidiogène lui a échappé, de même que toute l'évolution des morphodes masculines, les hyphoplastes.



Wallroth 1825 — Schwendener 1868 — Minks 1876

Fig. 2. — Les parties essentielles du cycle évolutif des Lichens d'après WALLROTH, SCHWENDENER et MINKS.

D'après MINKS on trouve chez les Lichens deux organes producteurs de gonidies, de forme et de développement différents : le gonangium et le gonocystium, chacun se développant en deux périodes. Comme différence entre le gonangium et le gonocystium, il indique que les deux débutent comme une cellule simple de l'hyphe primaire, mais leur évolution se sépare ensuite, le gonocystium commençant son développement par formation cellulaire libre (freie Zellbildung — cloisonnement simultané sans participation de la membrane exté-

Source : MNHN, Paris

rieure), tandis que le gonangium se forme par scissiparité ou par bourgeonnement de la première cellule.

Les Lichens examinés.

L'exposé ci-dessus et ce qui va suivre sont la conclusion de recherches faites depuis 25 ans sur les espèces suivantes :

Physcia stellaris (L.) Nyl.
Usnea hirta (L.) Hoffm.
Parmelia furfuracea (L.) Ach.
Parmelia physodes (L.) Ach.
Parmelia pertusa (Schr.) Schaer.
Solorina bispora Nyl.
Solorina saccata (L.) Ach.
Lecanora Hagenii Ach.
Lecania erysibe (Ach.) Th. Fr.
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.
Psoroma hypnorum (Hor. et Wb.) Nyl.
Pannaria nebulosa (Hoffm.) Nyl.
Pannaria brunea (Sw.) Nyl.
Placynthium caesium (Duf.) Harm.
Placynthium nigrum (Ach.) Harm.
Collema nigrescens (Ruds.) Ach.
Collema multifidum (Scop.) Schaer.
Leptogium microphyllum (Ach.) Zhlbr.
Leptogium lacerum (Sw.) S. Gray.
Gyrophora Ruebeliana Frey.
Cladonia papillaria (Ehrh.) Hoffm.
Cladonia strepsilis (Ach.) Wain.
Cladonia cornuta (L.) Schaer.
Stereocaulon coralloides. Fr.
Stereocaulon alpinum. Laur.
Stereocaulon pileatum. Ach.
Lecidea isidiosa. Anzi.
Rhizocarpon geographicum. (L.) D. C.
Petractis clausa (Hoffm.) Arn.
Thelotrema lepadinum. Ach.
Schismatoma abietinum (Ehrh.) Kbr.
Lecanactis abietina (Ach.) Krb.
Arthonia galactites (D. C.) Duf.
Chaenotheca stenocyboïdes. Nyl.
Caliciam nigrum Schaer.
Coniacybe furfuracea Ach.
Lecanora calcarea (L.) Smrfd.
Solorinella asteriscus Anzi.
Lichina confinis Ag.
Ephebe lanata (L.) Wain.
Spilonema paradoxum Born.
Thermutis velutina (Ach.) Th. Fr.
Acarospora glebosa Kbr.
Sinalissa ramulosa Th. Fr.

Je n'ai pas établi pour ces 44 espèces le cycle absolument complet

Source : MNHN, Paris

comme je le donnerai pour le *Rhizocarpon geographicum*. Si c'était le cas, nous aurions fait un grand pas dans la biologie des Lichens, ce n'en est, à mon regret, qu'un tout petit. Mais pour chacune de ces espèces presque toutes les morphodes ont été examinées parfois l'une, parfois l'autre, selon l'intérêt qu'elles présentaient. Sur *toutes* les espèces, les spores-pollen ont été examinées.

Pour presque toutes ces espèces les gynophytes sont complètement établis. Les recherches sur les androphytes et les cycles auxiliaires sont un peu moins complètes. Je n'ai suivi les derniers qu'occasionnellement et les premiers qu'à partir du moment où j'avais reconnu que certaines « algues » désignées comme gonidies, étaient en réalité des hyphoplastes.

Alternance des générations.

Il faut distinguer chez les Lichens trois espèces d'alternance des générations.

1. L'alternance des générations entre une phase à *n* chromosomes (haplophase) et une à *2 n* chromosomes (diplophase) ou entre gamétophyte et sporophyte. C'est l'alternance des phases.

2. L'alternance des générations du sporophyte. En ce qui concerne les noyaux et les chromosomes de cette phase nous ne savons autant dire rien car elle englobe des morphodes sur lesquelles les spécialistes même ne sont pas d'accord au sujet des nucléus, par exemple les *Cyanophycées*. J'ai désigné l'union des phytes et des plastes par mixtion pour la distinguer de la fécondation qui en est certainement différente.

Ces deux alternances font partie de ce que Strasburger a dénommé alternance hétérogène des générations (expression que j'ai adoptée) et que Celakowsky appelle antithétique. Chaque génération ou leurs morphodes sont différentes de la génération précédente ou suivante. C'est l'alternance des générations dans son sens restreint. Je désigne par morphode, mot employé par Meyer, des individus qui en toute circonstance sont caractérisés par leur morphologie et leur fonction biologique et qui dans chaque génération se développent en un autophyte (Selbling).

Certains auteurs considèrent cette fusion du plasme comme fécondation tel Kerner [174] et Schmitz [269]. J'ai préféré lui donner un autre nom. Cela dépend évidemment de la définition qu'on donne à l'expression de la fécondation. De Bary, en 1857, dénomme la fusion des éléments en question une fécondation lorsque ceux-ci se différencient par leur provenance, leur structure et leur fonction en mâle et femelle, par contre copulation lorsque les deux sont pareils ou de même valeur. D'après cette définition, la mixtion chez les Lichens serait une fécondation ; je préfère l'en séparer, surtout que d'après

Source : MNHN, Paris

la conception de DANGEARD et autres, le vrai critérium de l'acte sexuel est la fusion des noyaux. Ce n'est pas non plus une copulation selon la définition de DE BARY. L'évolution du sporophyte donne par contre l'impression « du noyau au repos ».

3. L'alternance des générations à reproduction agame, reproduction dont chaque morphode est capable et dans laquelle chaque nouvelle génération est identique à la précédente (générations homogènes de STRASBURGER, générations facultatives de DE BARY ; générations de répétition de NÄGELI, générations potentielles de VINES, alternance homologue de CELAKOWSKY ; générations de renouvellement). Il n'est pas toujours possible de séparer cette alternance des générations de la simple multiplication végétative par scission ou bourgeonnement car tous les stades intermédiaires se présentent. Je dénomme les individus produits par cette alternance homogène des générations, des homophytes pour les morphodes femelles, et homoplastes pour les morphodes mâles.

Avant d'entrer dans les détails des différentes morphodes pour une série de Lichens je donne le cycle complet de l'évolution du *Rhizocarpon geographicum*, ce qui permettra au lecteur de situer ces explications sur un terrain moins abstrait.

Source : MNHN, Paris

L'HOLOPHYTE DU *RHIZOCARPON GEOGRAPHICUM* (L.) D. C.

> Thus the life-history of one, carefully traced, will be worth a hundred new forms without any history.
>
> J. Braxton Hicks (1861).

> Führt nicht die Flechte auf jedem Steinchen, auf jedem Zweige alle Stadien ihres Lebens vor, welche der Forscher nur zu untersuchen braucht, um die Gesetze des Aufbaues der Kruste, vor allem die Entstehung der ersten Gonidien des Thallus zu finden ?
>
> Minks (1876).

C'est pour plusieurs raisons que j'ai choisi le *Rhizocarpon geographicum* comme premier exemple pour la description de l'évolution complète d'un Lichen. Ce lichen est répandu sur presque toute la terre, il sera donc facile de vérifier ce que j'avance. Il offre en outre un grand avantage : son périthalle se développe fréquemment loin du thalle et ceci permet de suivre l'apparition successive des diverses formes au cours de l'évolution de la plante. Cela permet également un contrôle plus ou moins macroscopique de la succession des formes que l'on a pu observer par l'étude à forts grossissements.

Par contre le gonimiophyte du *Rh.* est relativement peu développé, et il est difficile de distinguer les gonimies des gonidies. En outre son prothalle se développe sur un autre substratum que le reste de l'holophyte et il faut le rechercher séparément.

Dans la *planche I* est figuré, dans le cadre du milieu, le sporophyte à faible grossissement, avec son périthalle et le thalle, tel qu'il se présente sur du quartz, ce qui permet de les observer directement à faible agrandissement sous le microscope. Autour de ce cadre du milieu sont figurées à un fort grossissement les cellules qui se trouvent dans les parties correspondantes. La première partie du périthalle, figure 1 à 7, correspond aux cellules du cystocarpophyte figure 1 à 10 ; on n'y trouve pas d'autres cellules. Dans la seconde partie, la figure 8 à 11, viennent petit à petit s'ajouter les formes du mioplaste, figure 1 à 9, et du gonimiophyte, figure 1 à 12.

Les aréoles plus grandes du thalle, à la surface desquelles apparaissent les premières taches jaunes, se garnissent alors en plus des formes de l'ormodioplaste et du progonidiophyte. Puis les aréoles s'entourent d'un bord noir, la marge, formée par l'hyphe gonidiogène. Dans les aréoles encore plus avancées s'ajoutent ensuite les formes du gonidiophyte et du progamétoplaste, et, sur les exemplaires fruc-

Source : MNHN, Paris

tifiants, des pycnides et des apothécies. Nous suivons maintenant cette évolution en détail en commençant par le sporophyte.

1. Le Cystocarpophyte.

Les premières cellules du *Rh. geog.* qu'on peut trouver sur les rochers et desquelles procéderont les thaltes, sont des propagules du cystocarpophyte. Nous reviendrons ultérieurement sur leur origine. Ces cellules, sur des échantillons de roc clair (quartz), sont visibles à la loupe ou au microscope à un faible grossissement (périthalle 1 à 5), leur membrane est épaisse et brun foncé, leur contenu hyalin présente un indice de réfraction élevé. Leur diamètre de 5 à 6 μ correspond exactement à celui d'une cellule isolée de l'hyphe à propagules. S'il est assez rare de trouver des cellules isolées, on rencontre fréquemment des petits groupes formés de plusieurs ou d'un grand nombre de cellules (fig. 2 à 5). Leur multiplication se fait par bourgeonnement et, les cellules filles restant attachées aux cellules mères il se forme ainsi des rangées mono-cellulaires, l'hyphe à propagules ou hyphe carpogène. Sur ces hyphes naissent des essaims ou agglomérations de cellules toutes identiques, de forme plus ou moins sphérique, reliés à d'autres essaims par les mêmes filaments en chapelet ou à deux ou plusieurs rangées de cellules. Le cystocarpophyte forme de cette façon des amas dendritiques extrêmement fins qui partent plus ou moins d'un centre et qui adhèrent très fortement au substratum (périthalle fig. 1 à 9). Des cellules isolées ou des petits groupes de cellules peuvent se séparer de ces filaments ou des essaims (gemmules) et, transplantées par la pluie, elles recommencent le même cycle (cf. fig. 3, cycle auxiliaire du cystocarpophyte).

Les essaims plus ou moins globuleux de cellules brunes sont des cystocarpes (périthalle, fig. 9 à 12). Ils atteignent jusqu'à 100 et 200 μ de diamètre. Au milieu de ces cystes il se forme des asques qui ne sont pas réunis dans un périthèce, mais qui sont répartis de façon irrégulière dans le cystocarpe. Les périphyses sont difficiles à voir, elles sont formées de filaments gros et courts, de 3 à 5 cellules incolores, de même forme que celles du cystocarpe. Les asques contiennent des spores allongées, uniseptées, légèrement rétrécies au milieu, de 10 à 12 μ de long et de 6 à 8 μ de large. Il y a des cystocarpes qui contiennent des asques avec des spores brunes, d'autres qui contiennent des spores hyalines. Ces dernières ne sont pas, comme on pourrait le supposer, de jeunes spores incolores qui bruniraient à la longue ; elles restent hyalines et sont donc différentes des spores brunes, auxquelles elles ressemblent pour le reste ; mais les spores brunes, en germant, se multiplient exactement comme les gemmules et produisent des homocystocarpophytes. C'est sans doute à ce cystocarpophyte que fait allusion Zukal [360] quand il dit que le « prothalle » du *Rh. geog.* et d'autres espèces peut se maintenir pendant des années sans « algues ».

Source : MNHN, Paris

Meyer, 1825 [208] donne une description des débuts du *Rh. geog.* qui concerne en partie le cystocarpophyte et qu'il considère comme prothalle. Dans sa description le cystocarpophyte et l'hyphe gonidiogène sont considérés comme identiques. Lorsqu'il parle d'un début d'atomes de poussières qui se réunissent, surtout sur des parties lisses du rocher, en filaments rayonnants d'un centre, sous forme d'une petite tache dendritique, il s'agit bien du cystocarpophyte. Mais lorsqu'il parle dans la même phrase de la fusion de ces filaments ou de ces masses granuleuses et de la formation d'aréoles punctiformes avec changement de couleurs, il est déjà en plein thalle.

La description détaillée des débuts du thalle du *Rh. geog.* que donne Minks, 1896 [213] dans l'introduction à sa Protrophie est incompréhensible et contient certainement des observations qui ne concernent pas ce lichen.

Le développement de l'hyphe brune en hyphe à gemmules a été décrit par Zopf [355] pour le *Rosellinia Groedensis*, qui est probablement le cystocarpophyte d'un *Pertusaria*. Cette description correspond exactement à l'évolution du cystocarpophyte du *Rh. geog.*, lorsqu'il dit : la transformation du mycelium de la surface en hyphe à gemmules débute par la formation de parois transversales dans les cellules jusque là cylindriques, à la suite de quoi les hyphes sont septées en cellules courtes, presque isodiamétriques. Par un faible gonflement elles prennent la forme de chapelet et les joints des cellules se relachent un peu par arrondissement réciproque. D'ordinaire les petites cellules courtes restent reliées entre elles en forme de biscuits ou de petits pains, rappelant la forme diplococcoïde des bactéries. Lorsque finalement ces cellules jumelées se séparent complètement, le filament du début devient diffus ou se désagrège simplement et l'on ne trouve plus que des amas de gemmules biloculaires.

La description du cystocarpophyte du *Rh. geog.* qu'il donne sous la dénomination de *Discothecium stigma* (Kbr.) Zopf, diffère un peu sur quelques points de la description que j'ai donnée ci-dessus, ce qui est dû au fait que ma description concerne des exemplaires qui ont poussé sur le quartz nu, tandis que ses plantes ont poussé dans des conditions plus favorables, c'est-à-dire sur le thalle du *Rhizocarpon*. Zopf donne en outre une description de la formation du périthèce (cystocarpe) du *Lecanora badia*, avec dessin de coupes du *Sphaerellothecium araneosum* (cystocarpe) qui peut également s'appliquer à notre cystocarpe, abstraction faite de sa forme en apparence plus régulière. Les propagules du cystocarpophyte sont un des moyens les plus efficaces de la propagation de ce lichen.

De ses recherches Beckmann 1907 [33] tire la conclusion qu'un lichen aussi répandu que le *Rh. geog.* ne possède que la possibilité de se propager par des spores. Il n'a trouvé ni sorédies, ni pycnides (nous verrons plus loin que ces dernières existent). A l'appui de sa thèse il invoque la présence fréquente du prothalle noir gazoneux qu'il considère comme procédé de l'ascospore, sans donner la raison d'une telle

Source : MNHN, Paris

supposition. Or, comme il l'indique très justement, il n'a jamais pu trouver une seule spore germant sur le rocher. Les gynospores du *Rh. geog.* ne germent que sur des supports contenant de la cellulose, tel que feuilles de mousse ou autres matières analogues. Une propagation directe par les spores sur le rocher est impossible, il n'y a que les propagules bruns du cystocarpophyte qui puissent se fixer sur la pierre. Ce sont eux qui propagent ce lichen sur le rocher et parfois, de la même façon, l'hyphe gonidiogène, mais jamais l'ascospore. Beckmann constate la présence fréquente sur le rocher de tout petits protothalles, ne montrant encore aucune aréole jaune. Mais s'il considère ces prothalles, qui sont en réalité des cystocarpophytes, comme un enchevêtrement d'hyphes *bleu-noir*, à cellules courtes, il les confond certainement avec l'hyphe gonidiogène qui n'apparaît que plus tard, en même temps que les aréoles jaunes, car ces corps « qui n'ont pas encore capté d'algues » ne sont pas bleu-noir, mais formés par de l'hyphe brune, l'hyphe carpogène.

Les périthalles du *Rh. geog.* que Crombie, 1884 [79] dessine, ont l'air d'être composés exclusivement d'hyphe gonidiogène qui a un aspect plus penniforme que l'hyphe carpogène qui vue au détail est toruleuse, en forme de chapelet et dans l'ensemble finement dendritique. La description que donne Zukal 1895 [360] du « prothalle » correspond à la marge, formée d'hyphe gonidiogène qui entoure les aréoles, et comme il le dénomme également hypothalle persistant qui peut se maintenir pendant des années sans algues, il y a encore confusion entre l'hyphe carpogène et l'hyphe gonidiogène, car ce n'est que la première qu'on peut trouver longtemps sans gonidies.

Stahlecker 1903 [291] a bien constaté la différence entre les deux hyphes, mais il n'a pas reconnu leurs vraies natures ni leurs fonctions.

2. Le Mioplaste.

Le mioplaste du *Rh. geog.* est un de ceux où il peut y avoir doute quant à la génération à laquelle on doit les attribuer. Il procède des cellules extérieures du cystocarpe, les mêmes qui, à l'intérieur du cystocarpe, produisent des carpospores. Si l'hyphoplaste procédait de l'hyphe qui porte le cystocarpe (de la cellule hypogyne de Schmitz), les deux, l'hyphoplaste et l'hyphe carpogène seraient de la même génération. Or il ne procède pas de cette cellule, mais des cellules du cystocarpe même. Si cette cellule était une vraie spore comme la carpospore, le mioplaste et le gonimiophyte seraient à considérer comme étant les deux de la génération du gonimiophyte. Mais comme elle n'est qu'une simple cellule végétative, et non une spore, la situation de l'hyphoplaste est indécise entre les deux générations. Elle représente pour cette raison un intérêt tout spécial. Dans le cystocarpe il se produit deux espèces de spores, des brunes et des hyalines, qui pour le reste se ressemblent beaucoup. De la spore hyaline sort le gonimioplaste ; la spore brune par contre est le départ du homocystocarpo-

Source : MNHN, Paris

phyte, respectivement de son cycle auxiliaire. Si l'on s'imagine que dans le courant de l'évolution de l'espèce les cellules extérieures du cystocarpe cessent d'évoluer en mioplaste, il y aura la spore brune qui prendra ce rôle et le mioplaste aura passé indubitablement dans la génération du gonimiophyte.

Les cellules extérieures du cystocarpe, avant de se transformer en hyphes (mioplaste fig. 1 à 4), commencent par se détacher de l'agglomération dont elles font partie. Leur paroi brune et épaisse devient plus claire, leur contenu hyalin jaunit, puis on voit se former dans le plasme des taches verdâtres. La paroi s'amincit de plus en plus, les granules verdâtres deviennent plus nets, s'entourent d'une membrane et forment de nouvelles cellules, qui, la membrane mère une fois complètement résorbée, restent entourées de la masse gélatineuse en laquelle leurs membranes ont été transformées. La cellule détachée de la membrane du cystocarpe a passé à l'état palmogloeoïde (fig. 5 et 6). C'est alors que les cellules de l'intérieur changent de couleur en passant du vert clair au glauque. L'amas des cellules perd en s'agrandissant plus ou moins sa forme globuleuse et le contenu des cellules redevient hyalin (fig. 5 à 7). La masse, par suite de la multiplication des cellules par scission, prend de plus en plus l'aspect de paraplectenchyme et la scission des cellules continuant (fig. 7 à 9), celles-ci deviennent toujours plus petites, de sorte que le tout a finalement l'aspect d'une masse granuleuse à cellules très petites (environ 1 μ) réunies par une masse mucilagineuse commune, c'est l'hypbe sporogène. On trouve le début de cette évolution dans les stades correspondant aux figures 9 et 10 du périthalle.

3. Le Gonimiophyte au sens restreint ou Gonimie.

Nous avons vu que les carpospores brunes produisent l'homomioplaste, tandis que la gonimie procède des carpospores hyalines. Le cystocarpe qui produit les spores hyalines a été décrit par Zopf [355] comme *Rhymbocarpus punctiformis* Zopf. On constatera, comme pour l'homomioplaste une certaine différence entre ma description et celle de Zopf, mon échantillon ayant poussé sur du quartz, celui de Zopf sur le thalle du *Rh. geog.* Les figures 1 à 7 du gonimiophyte donnent l'évolution de la carpospore hyaline en gonimiospore. Les deux cellules de la spore (si Zopf indique unicellulaire, c'est qu'il n'a sans doute pas examiné de spores mûres), s'agrandissent et se multiplient par une ou deux bipartitions à l'intérieur de la membrane de la spore qui se dilate. La couleur pendant cette multiplication ne varie pas grandement. Lorsque les cellules ont atteint un stade correspondant environ à la figure 7, des paquets ou des cellules isolées de l'hyphe sporogène du mioplaste viennent se coller contre la paroi des cellules et pénètrent dans leur plasme. On voit alors apparaître à l'intérieur de la membrane incolore de la gonimie, entre le plasme vert et la membrane, de petits globules de plasme hyalin comme celui contenu

Source : MNHN, Paris

dans l'hyphe qui l'entoure. Ces globules sont résorbés par le plasme devenu vert, dans lequel s'agitent des petits points rouges. La cellule s'agrandit, tandis que son contenu devient jaune et que sa membrane s'épaissit, c'est la gonimiospore naissante (fig. 9). Celle-ci peut se multiplier par bipartition, laissant ses anciennes membranes en forme de tige derrière elle ; le tout prend la forme urococcoïde (fig. 10).

L'évolution de la gonimie du *Rh. geog.* est, comparée à celle d'autres lichens, relativement très courte et par suite difficile à suivre, d'autant plus que les gonimies ressemblent fortement aux gonidies, desquelles elles ne se distinguent guère que par leur couleur, tirant plus sur le jaune. La vraie gonimie verte, qui, par ex. chez l'*Arthonia*, prend des formes trentepohloïdes, s'étale de telle façon que les gonidies disparaissent presque dans leur masse, alors que chez le *Rh. geog.* elle n'a guère le temps de verdir, pour être immédiatement transformée en gonimiospore jaune, qui est une hypnospore. Son développement ultérieur commence au printemps.

L'homogonimie est formée par simple bipartition de la gonimiospore urococcoïde et forme parfois de petits bouquets au bout d'une tige de membranes vides.

Nous avons vu que la carpospore hyaline et les cellules de l'enveloppe du cystocarpe, dont elle est issue, produisaient, la première la plante femelle, le gonimiophyte, les secondes la plante mâle, le mioplaste. Nous verrons ici que la gonimiospore peut donner naissance soit à une plante mâle, l'ormodioplaste soit à une plante femelle, le progonidiophyte.

4. Le Progonidiophyte.

a) L'Ormodioplaste.

Les formes typiques de l'ormodioplaste viennent s'ajouter aux formes précédentes à la même place que les gonimiospores, c'est-à-dire dans des stades correspondant à la figure 11 du périthalle et à la figure 1 du thalle.

L'ormodioplaste procède, comme la gynogonimiospore urococcoïde, des cellules du gonimiophyte dans le stade des figures 5 à 6 du périthalle, avec la seule différence qu'il est formé par des cellules qui n'ont pas subi de mixtion avec l'hyphe sporogène, alors que les gonimiospores ne se forment qu'après cette mixtion.

L'évolution de l'ormodioplaste est courte et relativement simple, comme celle du gonimiophyte. La gonimie destinée à se développer en ormodioplaste devient d'abord un peu jaunâtre, puis perd assez vite toute couleur. Elle s'agrandit jusqu'à environ le double de son diamètre, son plasme restant légèrement granuleux, tout en résorbant sa paroi jusqu'à ce qu'elle soit toute mince. Alors apparaissent par formation cellulaire libre dans son plasme trois cellules, lesquelles se rangent ensuite et se soudent sous la forme de la spore-pollen. Deux des cellules formeront les ailes, la troisième le corps central de la spore,

Source : MNHN, Paris

qui est libéré par la résorption complète de la membrane de la cellule mère. Puis apparaît dans le corps central, toujours par formation libre, une nouvelle cellule hyaline (fig. 8) qui ensuite augmente en volume jusqu'à remplir complètement le corps central. Cette cellule, l'ormodiocyste, se dégage du corps du pollen par la déchirure de la membrane de celui-ci qui a gardé pendant tout le temps sa structure bien caractéristique, correspondant exactement à celle des pollens des pins. L'ormodiocyste en sortant de l'enveloppe du pollen (figure 9) a encore une membrane assez épaisse. Au fur et à mesure de son développement (figures 10 à 12), la paroi s'amincit et il se forme trois petites ouvertures circulaires, nettement contournées, dans la paroi (tristome). Le plasme devient de plus en plus granuleux pendant que le cyste augmente encore en volume jusqu'à un diamètre d'environ 0,045 mm, lors de son développement complet. Dans ce stade, lorsque les cystes arrivent en contact avec de l'eau il s'en déverse, par les ouvertures de la paroi, des nuages d'ormodies, nuages du même aspect que ceux déversés par les pycnides trempées dans l'eau. Les spores-pollen que l'on trouve à la surface du thalle sont toutes fixées à celle-ci de la même façon, sur le dos, avec les ailes en l'air. Les ormodies se déverseront sur la surface du thalle où elles continuent à se multiplier et se propager, formant une couche granuleuse (l'ormodioplaste) sur le thalle d'où elles pénètreront dans les progonidies.

b) Le Progonidiophyte au sens restreint.

Des cellules urococcoïdes, qui avaient été formées par suite de leur mixtion avec l'hyphe sporogène du mioplaste, procèderont les progonidiophytes. Dans ce cas le plasme de la gynogonimiospore reste, comme lors de la formation de la spore-pollen, jaune et homogène, tant que l'hypnospore est au repos. Mais au printemps on voit se former dans leur plasme des flocules verdâtres, d'abord sans contour net (progonidiophyte fig. 1) et dont la forme se précise par la suite (fig. 2) ; la membrane épaisse est résorbée, les petites cellules vertes de formation cellulaire libre, augmentent de volume (fig. 3 et 4) et le tout prend un aspect palmogloeoïde, c'est le granule thallin (fig. 5), dont le mucilage est intensément coloré en jaune, placé au pourtour de l'aréole fig. 2 de la section « thalle » de la planche I. Autour de chaque cellule verte de l'intérieur il se forme une membrane épaisse, les cellules résorbent complètement la masse mucilagineuse dans laquelle elles étaient retenues et sont ainsi libérées. Leur plasme, jusque là vert, devient petit à petit hyalin, les cellules s'agrandissent et forment par la soudure de leurs membranes épaisses un tissu paraplectenchymateux qui refoule les restes des cellules brunes du périthalle qui n'auraient pas déjà disparu par leur transformation en mioplaste et hyphe sporogène (progonidiophyte, fig. 5 et 6), périthalle (fig. 11).

La surface au centre des petites aréoles du périthalle, jusqu'alors d'un brun presque noir, s'éclaircit et prend, d'abord par taches, puis

Source : MNHN, Paris

sur toute ta surface, la teinte jaune des aréoles du thalle (thalle, fig. 1). C'est à ce moment aussi que se forme l'hyphe bleu foncé de la marge, l'hyphe gonidiogène (progonidiophyte, fig. 9 ; thalle, fig. 2 et 3), le « prothalle » des lichénologues. Cette hyphe procède du tissu paraplectenchymateux jaune dont nous venons de parler. Les cellules de l'amas palmogloeoïde grandissent et se détachent de plus en plus du mucilage qui tes entoure, par suite de sa résorption. Elles forment alors un amas de cellules d'environ 4 μ de diamètre, presque incolores. Les cellules situées vers le bord de cet amas commencent ensuite à s'allonger et à grossir et à former des filaments qui se colorent intensément en bleu (1), ce sont les hyphes de ta marge.

Les cellules de l'extrémité de ces filaments grossissent (progonidiophyte, fig. 9 à 11) et deviennent plus ou moins globuleuses et moins colorées. Leur membrane, épaisse au début, s'amincit et c'est à ce moment que les ormodies, sous forme de points minuscules, viennent se coller à leur surface (fig. 10 et 13). Elles pénètrent dans le plasme et c'est d'ordinaire à ce moment, ou avant, que la jeune progonidie se sépare de l'hyphe sur laquelle elle a pris naissance. Cette mixtion est suivie par la formation de la gonidiospore, ordinairement uniseptée, mais assez difficile à séparer strictement d'une part des progonidies, d'autre part des gonidies. It faut néanmoins considérer les gonidies qui s'en forment comme faisant partie d'une autre morphode, du gonidiophyte à cause de la mixtion qui est intervenue.

Extérieurement ce développement se manifeste par la première coloration en jaune de la jeune aréole (thalle, fig. 1). A ce moment nous avons au centre une plaque d'un vert jaunâtre, recouverte du paraplectenchyme, produit par le granule thallin. Par place il reste des cellules brunes du périthalle, mais la plupart d'entre elles ont déjà été transformées en mioplastes et ormodies. La marge du futur thalle, l'hyphe bleu, le prothalle, c'est-à-dire l'hyphe gonidiogène, se dessine sur tout le pourtour.

Dans cet état, les premières gonidies formées à l'intérieur du jeune thalle sont encore complètement libres, car il ne se trouve encore aucune hyphe filamenteuse (médulle) dans le thalle. Les gonidies sont

(1) Le *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. dans sa diagnose actuelle, englobe plusieurs variétés que l'on peut séparer au moins en trois d'après la couleur (sous le microscope !) des hyphes de la marge. Les variétés, séparées de cette façon, montrent également des différences de formes et de couleur des spores.

Variation *a* : Hyphe de la marge gris-bleu à bleu foncé, de même que les spores. Cette variété possède les plus grandes spores, de 30 à 55 × 19 à 25 μ. Outre la séparation, l'étranglement du sectionnement principal en quatre, plus fortement marqués, les spores sont presque toujours septées plusieurs fois verticalement. Les loges ainsi formées sont en outre presque toujours sectionnées, la spore donc fortement murale. La description de l'évolution de l'holophyte se rapporte à cette variété.

Variation *b* : Hyphes de la marge brunes (gri-brun à brun violacé). Les spores correspondent à celles de la var. *a*, mais en moyenne elles sont un peu plus petites : 30 à 50 × 16 à 23 μ.

Variation *c* : Hyphes de la marge incolores à brun-clair ou gris brunâtre. Spores faiblement murales. Outre la séparation principale en quatre on ne trouve que peu de séparations secondaires, et celles-ci ne se trouvent alors que dans l'une ou l'autre section.

Source : MNHN, Paris

A. Barry, Sculps. A. Schmidt, del. et pinx.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

ÉVOLUTION DE L'HOLOPHYTE DU RHIZOCARPON GEOGRAPHICUM (L.) DC.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

réparties dans la masse du paraplectenchyme, formé par les cellules du granule thallin dont les filaments se colorent en brun par de l'iode.

5. Le Gonidiophyte.

a) Le Progamétoplaste.

Nous avons vu que des cellules produites par le granule thallin, celles qui se propagent centrifugalement, se transforment en progonidies. Par contre celles qui restent vers le centre, se transforment petit à petit en hyphe de la médulle ; leurs filaments deviennent de plus en plus minces et incolores et se teintent alors par l'iode en bleu. Or, la diagnose du *Rh. geog.* indique que l'hyphe de la médulle se teinte en bleu par ce même traitement. Si on examine de jeunes thalles un peu plus avancés, avec des aréoles de 300 à 400 μ de diamètre, au moment où, par leur teinte jaune, elles deviennent reconnaissables à l'œil nu, on trouve les gonidies entourées d'une hyphe qui se teinte partiellement en brun, partiellement en bleu. Les images qu'on obtient de l'hyphe à cette époque sont peu nettes, les parties brunes et bleues coulent l'une dans l'autre. C'est à ce moment que les cellules du paraplectenchyme se transforment en hyphe de la médulle ou progamétophyte. Les cellules situées vers l'intérieur, transformées en hyphe médullaire se teintent progressivement en bleu, tandis que les parties non encore transformées se teintent en brun. Dans des aréoles plus grandes encore (2 mm), l'hyphe se teinte presque complètement en bleu, le plasme toujours en brun. En même temps on constate une formation de filaments, et le lumen des cellules devient plus petit. Plus tard, les hyphes bleuies par l'iode (médulle) forment la masse principale des aréoles, mais on y trouve toujours par place des cellules du paraplectenchyme qui se teintent en brun. Les cellules plectenchymateuses, originaires du granule thallin, restent donc comme hypothalle sous les aréoles jaunes du thalle. La formation de l'hyphe de la médulle s'écarte donc de celle que j'ai donnée dans le schéma général. La formation des pycnides se fait sans l'intervention d'aucune mixtion préalable, directement par les hyphes de la médulle, le progamétoplaste. Elles sont du type *Parmelia*. Les pycnides sont rares, leur ouverture noire, de forme irrégulière. Les basides sont allongées (environ 1 × 4 à 6 μ) ; les androspores tenant encore sur les basides sont longues, minces, faiblement courbées, environ 0,2 × 3 à 10 μ (fig. 3 et 4).

b) La Gonidie.

Nous avons quitté la gonidiospore au moment où elle se présentait comme une cellule uniseptée, assez mal caractérisée entre la progonidie et sa future évolution. Nous avons vu qu'elle se formait des cellules gonflées de l'hyphe gonidiogène, après mixtion avec les ormodies. Son plasme à ce moment est encore parfaitement hyalin, et l'on

Source : MNHN, Paris

peut colorer avec du Soudan III les gouttelettes huileuses qui y ont pénétré des ormodies soudées à sa membrane. A partir de ce moment commence la formation de la chlorophylle dans le plasme incolore. Par formation libre apparaissent alors dans la gonidiospore deux, trois, puis d'ordinaire six nouvelles cellules, qui deviennent complètement vertes, mais encore un peu plus claires que les gonidies adultes. Elles se multiplient ensuite par de nouvelles formations libres et prennent la forme et couleur définitives des gonidies.

Dès l'apparition des premières taches jaunes sur la jeune aréole de 200 à 400 μ de diamètre la situation cellulaire dans celle-ci est la suivante. Le bord bleu-noir est formé par de l'hyphe gonidiogène. Les grains jaune ocre, au delà de la marge noire, sont des granules thallins de forme palmelloïde. Les premières gonidies éparses qui se trouvent au milieu des jeunes aréoles sont encore libres, non entourées d'hyphe comme dans le thalle adulte. Elles sont simplement entourées de la masse du paraplectenchyme provenant du granule thallin qui se colore en brun par de l'iode et non en bleu comme l'hyphe du thalle que l'on trouve déjà isolément par ci par là dans le jeune thalle. Cette hyphe, teintée en bleu par l'iode, se forme du paraplectenchyme et elle apparaît d'abord essentiellement aux environs des gonidies.

C'est à ce moment que le jeune sporophyte offre la plus extraordinaire richesse de formes, concentrées dans le plus petit volume. En effet l'on peut trouver à ce stade dans le volume d'environ un centième de millimètre cube qu'occupe le jeune thalle, toute la gamme des formes que présente son évolution depuis la gemmule du début du cystocarpophyte jusqu'à la gonidie incluse ; ce qui représente quatre générations avec 7 morphodes et toutes les formes intermédiaires de l'évolution. Le plus passionnant des puzzles en miniature, jusqu'à ce que chaque pièce soit identifiée et mise en place. C'est différent comme jour et nuit de ce que voulait nous faire croire SCHWENDENER : une « algue », un « champignon » avec une spore, pour pouvoir le classer, et fini le Lichen. On trouve plus tard dans le thalle adulte les mêmes formes, mais beaucoup plus réparties dans le gonidiophyte qui en occupe alors la plus grande partie.

Les hyphes de la médulle vivent à ce moment en simple contact avec les gonidies, en « symbiose » si l'on tient absolument à maintenir cette expression, et forment ensemble ce qui est normalement désigné comme thalle. C'est à partir de ce moment qu'intervient un processus depuis longtemps connu et étudié dans tous ses détails chez les *Nostoc*, la formation des hétérocystes, dont le but jusqu'à ce jour était resté mystérieux. Cette évolution est exactement pareille chez les gonidies du *Rh. geog.* comme chez les autres lichens, mais plus difficile à suivre et ne frappant pas l'œil de la même façon, c'est la formation des gonidies auxiliaires.

Je n'insiste pas sur ce point, sur lequel nous reviendrons en détail dans l'exposé de l'évolution des gonidies. Notons seulement que tous les stades intermédiaires sont faciles à observer après coloration avec

Source : MNHN, Paris

du rouge congo. Les gonidies normales, à membrane mince, qui sont en train de se transformer en gonidies auxiliaires, commencent par augmenter de volume. Leur membrane devient plus épaisse (gonidiophyte fig. 6 et 7 et, lorsqu'elles ont atteint environ la taille double des gonidies, on voit à la surface du plasme se former des petits granules verts animés de mouvements brownien. La membrane est ensuite liquéfiée et résorbée à l'intérieur, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus qu'une couche très mince (fig. 8 à 10). C'est à ce moment que des hyphes de la médulle se collent intimement contre la paroi (fig. 11) et que le passage par osmose du contenu (glycogène) de la cellule auxiliaire vers l'hyphe hypogyne se produit. Je n'ai jamais vu l'hyphe pénétrer par des suçoirs dans les gonidies auxiliaires, elles ne les entourent que de façon très serrée, ainsi que l'a aussi constaté Malme en 1892 [202]. Il ne semble pas qu'il se forme un primordium bien caractérisé pour l'apothécie ; l'hyphe en mixtion avec les gonidies auxiliaires, l'hypoascogone, passe simplement petit à petit à l'hyphe foncé ascogène du jeune fruit. Cette transformation ne se fait pas sur un point bien déterminé comme lors de la formation d'un ascogone, mais sur une certaine petite surface, la future base de l'apothécie. La formation de celle-ci se fait à proximité des cellules bleues de la marge, mais cet emplacement qui a fait supposer à plusieurs auteurs (Zukal 1895 [360], Beckmann 1907 [33], Frey 1922 [115]) que l'apothécie du *Rh. geog.* procède directement de l'hyphe gonidiogène, semble fortuit, car je n'ai pu constater aucune relation génétique entre l'hyphe ascogène et l'hyphe gonidiogène qui les deux se ressemblent. La réunion des deux dans les fissures semble plutôt être due à une question de plus long maintien de l'humidité. Ces deux hyphes sont faciles à distinguer après coloration avec du Soudan III, les ormodies autour et dans l'hyphe gonidiogène se colorent en orange.

6. Les Gamétophytes.

a) L'Androgamétophyte.

Dès leur sortie de la pycnide les androspores se septent intérieurement par trois à cinq cloisons, tout en augmentant leur épaisseur à environ 1 μ. Elles n'augmentent guère en longueur, mais deviennent de plus en plus grosses et se séparent en cellules isolées de 2 à 2,5 μ (fig. 5 à 7). Celles-ci se soudent par leurs parois mucilagineuses, très hyalines et forment des amas paraplectenchymateux que l'on trouve facilement à la surface des thalles (fig. 8). Elles se colorent par le Soudan III en orange. Je les désigne par septidies.

Les septidies mènent une vie autonome, soit à la surface du thalle, soit sur des débris végétaux et surtout sur les poils des feuilles de la mousse (*Grimmia*) qui pousse aux mêmes endroits que le *Rh. geog.* et qui forme le lieu de rencontre de prédilection pour les deux gamètes de ce Lichen. C'est sur ces poils qu'il est le plus aisé de suivre leur évolution.

Source : MNHN, Paris

Elles représentent l'androgamète et doivent être comme tel haploïdes. On ne sait si la réduction chromatique, se fait déjà lors de la formation de la pycnide ou des hasides, ou des androspores, ou seulement lors de la formation des septidies. Elles jouent le rôle de l'androgamète et pénètrent dans le gynogamète.

b) Le Gynogamétophyte.

Lorsque la gynospore, de laquelle procède le gynogamétophyte, est éjaculée normalement par l'asque, il faut qu'elle trouve un substratum cellulosique pour se développer. Jamais elle ne germera sur un rocher nu. Admettons qu'elle tombe comme c'est souvent le cas, sur un poil de la pointe d'une feuille de *Grimmia*. Elle y trouvera vrai-

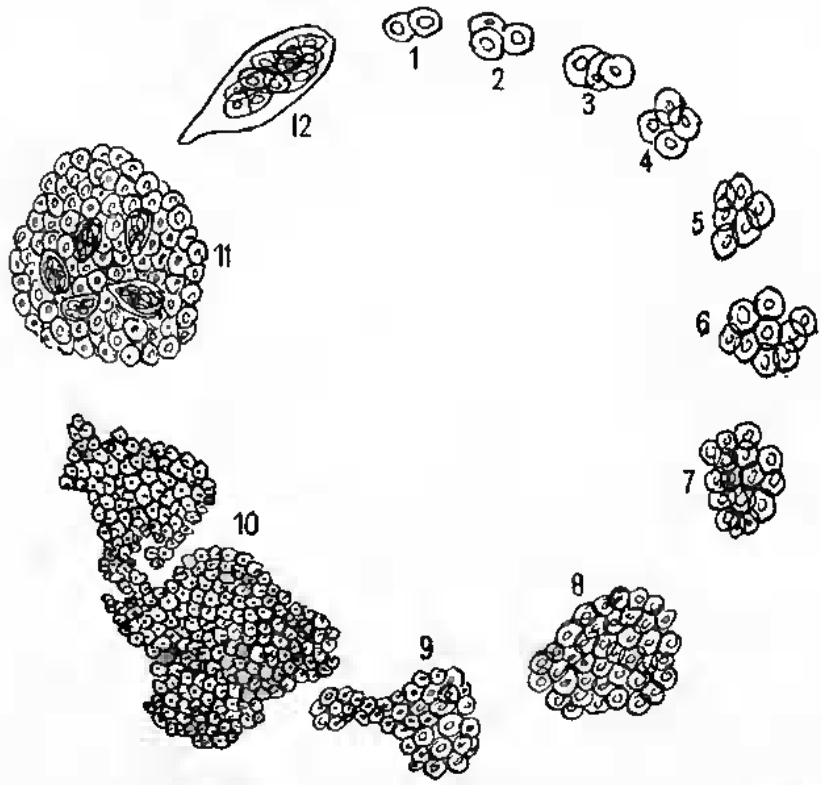


Fig. 3. — Cycle auxiliaire du *Rhizocarpon geographicum* ; l'homocystocarpophyte. 1 à 8 et 12 : × 825 ; 9 : × 250 ; 10 : × 110 ; 11 : × 180.

semblablement des septidies. Lorsqu'elle germera, elle produira un filament hyphique relativement épais et hyalin jusqu'au moment où celui-ci rencontrera des septidies. Celles-ci pénètreront alors dans l'hyphe du gynogamète, produiront une fécondation (ou mixtion ?) et à partir de ce moment l'hyphe continuera à pousser sous la forme des

Source : MNHN, Paris

chapelets bruns du cystocarpophyte (fig. 3). Ceci est la façon normale de la réunion des deux gamètes.

Le *Rh. geog.* a trouvé moyen de raccourcir ce chemin. On constate parfois ce fait, à première vue surprenant, que la thécaspore en germant produit directement les cellules brunes du cystocarpophyte (fig. 6). La cause est facile à déterminer si l'on colore les préparations de coupes de l'apothécie par le Soudan III. On voit alors autour de certaines thécaspores des septidies en assez grand nombre (fig. 3), certaines en mouvement, et à l'intérieur de la spore une septidie au milieu de chaque loge ou du moins dans certaines d'entre elles. La fécondation a donc parfois lieu déjà dans la spore. On peut constater ce fait non seulement sur les spores sorties de l'asque, mais de même parfois sur les spores encore complètement entourées de celui-ci. Le gynogamétophyte dans ce cas n'est donc formé uniquement que de la thécaspore qui représente dans ce cas le zygote même, d'où repartira le nouveau cycle de l'holophyte.

Cet état des choses démontre clairement que les filaments issus de la gynospore peuvent être gamète et que l'on cherchera alors vainement une cellule spéciale représentant le gamète. Tout le filament peut servir de gamète et parfois, comme dans ce cas, les loges mêmes de la gynospore. Nous reviendrons sur un cas analogue lorsque nous traiterons des « gonidies » hyméniales.

7. Les Cycles auxiliaires.

Je donne comme exemple l'évolution du cycle auxiliaire du cystocarpophyte, partant de la spore brune, formée dans des asques du cystocarpe (*figure 3*).

Explication des dessins de la Planche I du cycle évolutif du *Rhizocarpon geographicum*.

Pour pouvoir reproduire toute l'évolution sur une planche il n'y a que les formes principales qui ont pu être figurées, avec élimination de nombreuses formes intermédiaires.

Centre de la Planche. (Faible grossissement).

Périthalle. — Figure 1 à 11. Evolution du cystocarpophyte à partir d'une gemmule provenant de la germination d'une ascospore après fécondation par des septidies, telle qu'on peut la suivre à faible grossissement directement *in situ* sur du quartz × 75. Dans les périthalles 1 à 7 il n'y a encore aucune autre cellule que des gemmules et chapelets d'hyphe brune. Dans les périthalles 8 à 11 les cellules du mioplaste et du gonimiophyte s'ajoutent aux cellules toruleuses du cystocarpophyte. Formation de cystocarpes.

Thalle. 1. Première apparition de taches jaunes sur le périthalle.

Source : MNHN, Paris

Ce sont les granules thallins figure 5 du progonidiophyte qui produisent ces taches. × 70.

2. Les taches jaunes augmentent ; sur le pourtour on voit apparaître la marge, formée de l'hyphe gonidiogène (progonidiophyte figures 9, 10 et 11) et d'amas de granules thallins jaunes, les syngonidies palmogloeoïdies (Figure 5 progonidiophyte). × 34.

3. La première aréole jaune du jeune thalle est complètement formée, entourée de sa marge bleu-noire d'hyphe gonidiogène. × 30.

4. Thalle plus avancé avec apothécies et pycnides. × 50.

Tour de la Planche. (Fort grossissement).

1. Cystocarpophyte.

1 à 4. Evolution de la gemmule provenant de la germination d'une ascospore après fécondation par des septidies. × 470.

5. Cystocarpe avec deux asques, l'un à spores hyalines, l'autre à spores brunes. × 470.

6. Asque avec spores hyalines sorties du cystocarpe. × 700.

7. Les spores hyalines s'agrandissent. × 700.

8. Asque à spores brunes, provenant du cystocarpe. × 700.

9. Spore brune. × 470. Pour l'évolution des ascospores brunes en gemmules du cystocarpophyte voyez le cycle auxiliaire de celui-ci (fig. 3).

10. L'amas de gemmules se désagrège ; ces cellules deviennent autonomes et vont se transformer en mioplaste. × 470.

11. Asque avec spores brunes.

2. Mioplaste.

1. Cellule provenant du cystocarpophyte fig. 10. × 700.

2 et 3. La cellule s'agrandit en résorbant sa paroi épaisse. × 750.

4. Elle s'éclaircit, devient jaune avec plasme granuleux. × 750.

5. Par formation libre il se condense des noyaux verts dans le plasme. × 750.

6. Ceux-ci se sont transformés en nombreuses nouvelles cellules vert clair dans un mucilage jaune. × 635.

7. L'amas palmogloeoïde se désagrège, le plasme des cellules redevient hyalin. × 700.

8 et 9. Les cellules isolées ou en paquet se divisent par scission, formant des cellules de plus en plus petites qui restent réunies en paquets par leur mucilage, ce sont les ormodies. × 750. Fig. 8 colorée avec de l'iode.

3. Le Gonimiophyte.

1. Une des spores hyalines produites dans le cystocarpe. × 750.

2. Elle résorbe sa paroi épaisse et elle grossit. × 750.

3 à 4. Sa paroi est devenue très mince ; par formation libre il s'est formé trois cellules-filles, toujours à plasme hyalin. × 650.

Source : MNHN, Paris

5 à 6. Par scission il se forme de nouvelles cellules qui restent réunies aux cellules-mères, formant des chaînes courtes trentepohloïdes, les gonimies. × 630.

7. Les ormodies se collent sur la membrane des gonimies et y pénètrent. × 620.

8. Par suite de cette mixtion (points rouges dans le plasme) la formation de la chlorophylle débute. × 750.

9 à 10. Le plasme, devenu jaune, contient de nombreux petits centres verts, de contours encore diffus. La cellule a pris une forme urococcoïde. × 580.

11. Cellule du gonimiophyhe se développant sans mixtion vers la spore pollen. × 680.

4. L'Ormodioplaste.

1. Même cellule que le 12 du gonimiophybe. × 750.

2. Une cellule détachée de la gonimie trentepohloïde qui a grandi. × 300.

3 à 4. La paroi épaisse est résorbée jusqu'à une mince membrane, le plasme hyalin devient granuleux. × 200.

5. Formation libre de trois cellules-filles. × 300.

6. Ces cellules se réunissent pour former, l'une la cellule centrale, les deux autres les ailes de la spore-pollen. × 300.

7 à 8. La spore polen libérée de la membrane de la cellule-mère continue à se développer. Dans la cellule centrale il apparaît par formation intracellulaire une nouvelle cellule hyaline. 7 = × 250 ; 8 = × 185.

Pour permettre de suivre plus facilement les changements internes la structure de l'éxine n'est dessinée que dans la fig. 7.

9. La cellule-fille a grandi, et est en train de sortir de l'enveloppe de la spore-pollen. × 250.

10 à 11. Elle continue à s'agrandir et il se forme dans sa membrane trois ouvertures (cf. tristome) par lesquelles sortiront les ormodies. 10 = × 250 ; 11 = × 320.

13. Les ormodies se déversent par une ouverture de la membrane. × 300.

5. Le Progonidiophyte.

1. Gynogonimiospore sortie de sa cellule mère urococcoïde de la gonimie ; la paroi est encore épaisse et les centres verts déjà nettement contournés. × 500.

2. La paroi est résorbée jusqu'à une membrane mince. × 750.

3. Le développement de la cellule totale et de ses cellules vertes à l'intérieur continue. × 750.

4. Les cellules internes forment des parois de plus en plus épaisses autour des centres verts. × 750.

5. Les petites cellules vertes, entourées chacune d'une grosse enveloppe mucilagineuse sont devenues autonomes, mais encore réunies dans une membrane commune, c'est le *granule thallin*. × 750.

Source : MNHN, Paris

6 à 8. Le granule s'est désagrégé, les cellules vertes deviennent hyalines et ont encore grossi. Elles s'unissent lâchement en des amas de forme indéterminée, plus ou moins globuleux, les cellules s'enchaînent en gros filaments. × 470.

9. Les cellules vers l'extérieur de l'amas restent plus nettement réunies en filaments qui avancent vers la marge. Ces filaments se teintent en bleu, alors que les cellules de l'intérieur restent légèrement brunâtres. C'est l'hyphe gonidiogène. × 470.

10 à 12. Les cellules terminales de l'hyphe gonidiogène gonflent, leur paroi devient plus mince et les ormodies s'y collent et y pénètrent. C'est la mixtion des progonidies avec les ormodies. 10 = × 700 ; 11 = × 610 ; 12 = × 670.

13. Hyphe gonidiogène entrant avec le bout dirigé vers la marge en mixtion avec les ormodies, tandis que l'autre bout, dirigé vers le centre de l'aréole se transforme petit à petit en hyphe médullaire, le progamétoplaste.

14. Le progamétoplaste entoure étroitement les gonidies vertes (la symbiose de Schwendener). × 620.

6. Le Gonidiophyte.

1. Gonidiospore encore hyaline résultant de la mixtion de la progonidie et des ormodies.

2. La segmentation interne et la formation de chlorophylle ont commencé. × 750.

3 à 5. Les jeunes cellules-filles sont devenues vertes, augmentent de taille et prennent une coloration plus intense. Les futures gonidies sont formées. 3 = 470 ; 4 et 5 = × 850.

6. Les jeunes gonidies sorties de la membrane de la cellule-mère. × 540.

7. La transformation de la gonidie en cellule auxiliaire débute par l'épaississement de la membrane. × 600.

8 à 9. La future cellule auxiliaire s'agrandit encore et sa chlorophylle disparaît de plus en plus. × 600.

10. Gonidie auxiliaire dont le contenu est devenu hyalin. × 550.

11. La cellule auxiliaire devenue complètement hyaline est étroitement entourée des hyphes hypogynes qui en retirent le contenu par osmose. × 460.

12. Par suite de l'absorption du contenu de la gonidie auxiliaire l'hyphe hypogyne grossit et son contenu devient plus riche, elle forme l'hypoascogone ou un ascogone sans forme précise, qui produira l'apothécie avec des asques. × 410.

7. Le Progamétoplaste.

1. Cellules de l'intérieur d'une pycnide. × 820.
2 à 3. Basidies avec androspores. × 820.
4. Androspores. × 820.

Source : MNHN, Paris

5 à 8. Les androspores sorties de la pycnide se septent et se transforment en septidies. × 820.

8. Les Gamétophytes.

1. Asque avec des spores murales bleu-noir. × 125.
2. Spore normale ne contenant pas de septidies. × 380.
3. Spore entourée de septidies qui ont déjà pénétré dans les loges. × 375.
4. Spore germée en filament incolore. (Gaméte). × 250.
5. Spore fixée sur un poil de *Grimmia*, germée en hyphe incolore, sur laquelle se sont formées des cellules brunes de filaments toruleux du cystocarpophyte par suite de la pénétration de septidies. × 240.
6. Spore germée en hyphe toruleuse brune du cystocarpophyte sur poil de *Grimmia*. × 150.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II.

LA DIPLOPHASE OU LE SPOROPHYTE.

Le cycle complet de l'holophyte comporte, comme celui de tout végétal sexué, deux phases, celle des gamétophytes ou haplophase et celle du sporophyte ou diplophase.

Les gamètes des deux sexes de l'haplophase se forment sur des gamétophytes différents ; cette phase, le prothalle, est donc hétérothallique, elle n'est composée que d'une seule génération.

Par contre le sporophyte qui forme la diplophase est composé de 5 générations qui forment le périthalle avec deux, et le thalle avec trois générations. La première génération du périthalle le cystocarpophyte ne présente qu'une seule morphode qui produit, soit directement de ses cellules soit par des spores, les deux morphodes de sexes différents — le phyte femelle et le plaste mâle — de la génération suivante.

Toutes les générations du sporophyte sont homophytiques ; les deux nouvelles morphodes sont produites dans les générations suivantes par la morphode femelle, l'une, la morphode mâle, le plaste, sans mixtion préalable, la morphode femelle, le phyte, après mixtion avec le plaste de la même génération. La plante mâle doit donc contenir le principe qui correspondrait à un chromosome femelle, alors que la plante femelle contiendrait l'équivalent du chromosome mâle. Cet état de choses rappelle, comme certains autres, les insectes, spécialement les abeilles, où les œufs non fécondés produisent des mâles et les œufs fécondés des femelles ; façon infaillible pour rendre nécessaire la mixtion et éviter la formation agame d'un phyte après l'autre sans mixtion.

Le cystocarpophyte ne possède qu'une morphode qui produit à elle seule des morphodes mâle et femelle de la deuxième génération, le gonimiophyte, soit le mioplaste et la gonimie. La gonimie, après mixtion avec le mioplaste, produira le progonidiophyte (dans le sens restreint), morphode femelle, et sans mixtion elle pourra produire l'ormodioplaste, la morphode mâle de la troisième génération, le progonidiophyte.

De la progonidie, après mixtion avec les ormodies, sortiront les deux morphodes de la quatrième génération, le gonidiophyte. C'est à ce moment que la façon de production de nouvelles morphodes change. Elles ne sortent plus soit l'une, soit l'autre, de la plante femelle, après ou sans mixtion, mais le plaste et le phyte sortent simultanément de la gonidiospore ; celle-ci s'étant formée après mixtion de la

Source : MNHN, Paris

progonidie avec les ormodies. La gonidie procédera du plasme, le progamétophyte de la membrane de la gonidiospore.

Pour la production de la cinquième génération nous voyons encore un autre changement fondamental se manifester. Alors que dans les quatre premières générations c'était la morphode femelle qui produisait les nouvelles morphodes, c'est cette fois-ci la morphode mâle qui produit les progamètes. Sans mixtion il y a formation du progamète mâle (la pycnide avec les androspores), mais la morphode mère est également mâle, alors que dans les générations précédentes elle est femelle. Pour la formation de la morphode femelle (l'apothécie avec les ascospores) une mixtion est nécessaire entre le progamétoplaste (médulle) et la gonidie, transformée en cellule auxiliaire.

Moreau [231] a démontré la réduction chromatique lors de la formation de l'ascospore. La même réduction est probable, mais non encore démontrée lors de la formation de l'androspore. Celle-ci ne contient en tous les cas plus qu'un noyau, alors que l'hyphe dont elle procède est dihaploïde. De l'andro- et de la gynospore germent le gamétoplaste et le gamétophyte, mâle et femelle du gamétophyte, la sixième génération de l'holophyte. Leurs hyphes forment des gamètes, chacun de son sexe, qui s'unissent en zygote, d'où ressortira de nouveau la première morphode du sporophyte. Le gamétophyte est donc hétérothallique.

Tout est obscur au sujet des noyaux de cette phase, et leur interprétation comme gamète n'est qu'une déduction logique de leur évolution et non basée sur l'observation du comportement de leurs noyaux. Des cultures à ce sujet avec observation des noyaux seraient désirables, d'autant plus que c'est le point le plus difficile à suivre dans la nature.

Si Guilliermond définit le sporophyte comme « partie de la plante portant les tétraspores » et « diplophase est synonyme de sporophyte », je me rends bien compte que les spores des différentes générations du sporophyte ne sont pas exactement des tétraspores, mais une certaine analogie est indéniable. Quant à la diplophase, avouons notre ignorance, tant que nous ne savons même pas si certaines morphodes ont des noyaux ou non. Je n'hésite pourtant pas à adopter la dénomination de sporophyte pour cette partie de l'holophyte des Lichens.

A. LE PÉRITHALLE.

Le périthalle comprend les deux premières générations du sporophyte, celle du cystocarpophyte et celle du gonimiophyte. J'ai englobé ces deux générations sous la désignation de périthalle pour indiquer que ces phases forment un ensemble qui se trouve soit sur, soit autour du thalle. Elles ne font pas partie intégrante du thalle et ne sont, la plupart du temps, pas considérées comme faisant partie du Lichen. Cependant les deux composants du gonimiophyte forment parfois des

Source : MNHN, Paris

enchevêtrements d'hyphes et de gonimies de sorte que ceux-ci sont alors considérés comme des thalles de Lichens. Tel est le cas de tous les thalles pour lesquels la lichénologie indique comme gonidie le « *Trentepohlia* ». Je n'ai trouvé des gonidies trentepohloïdes dans aucun lichen que j'ai examiné, il s'agissait sans exception de gonimies, la morphode femelle de la seconde génération, telles par exemple les soi-disant gonidies « *Trentepohlia* » des *Graphidées*, ou les gonidies « *Scytonema* » de *Petractis clausa*. Ce sont des cas où le périthalle a été considéré comme thalle, et où sa masse est prépondérante sur celle du thalle. Ces périthalles peuvent se trouver parfois très pures, sans aucune phase du thalle ; par contre il est plutôt rare de trouver de vrais thalles qui ne contiennent aucune des trois morphodes du périthalle. Ce sont ces cas qui contribuent à constater deux, trois et plus d'espèces d'« algues » dans les thalles, alors que les diverses formes de cellules vertes du progonidiophyte et du mioplaste pourraient déjà suffire à créer cette illusion.

La première génération du sporophyte, le *cystocarpophyte* procède de la zygote, sur la formation de laquelle il y aura à revenir dans le chapitre sur le prothalle. D'après Minks qui considérait les cystocarpes comme organes pour la production des gonidies il n'y aurait que deux espèces de cystocarpophytes qui se distinguent par leur évolution, le gonangium et le gonocystium. Si ce sont là les formes les plus répandues, spécialement le premier, nous verrons toutefois qu'il y en a encore d'autres qui se laissent difficilement classer dans ces deux catégories.

Minks avait sans doute dénommé ces deux « organes » conformément à la terminologie proposée par Stitzenberger [296] gonangium et gonocystium. D'après cette terminologie le premier qui est une cellule-mère à production exogène de spores, devrait s'appeler sporophora, le second, à production endogène des spores, un sporocystium, Cette terminologie n'ayant jamais été appliquée, il est préférable de nous en tenir à la dénomination de Minks.

1) Le Cystocarpophyte (morphode unique).

Le gonimiophyte, dans le sens général, peut se développer de différentes cellules du cystocarpophyte.

Minks 1876 [211] a signalé le départ de l'hyphe du mioplaste des cellules qui portent le cystocarpe, les cellules hypogynes. Dans des espèces phylogénétiquement plus avancées, le mioplaste part des cellules du cortex qui entourent le cystocarpe (voir *Rhizo. geog.*). Dans d'autres espèces encore (*Coniocybe*) il procède de stylospores brunes produites sur des sporophores plus ou moins longs qui poussent sur l'hyphe du cystocarpophyte. Dans d'autres espèces encore (*Petractis clausa*) ces sporophores se développent en paraphyses dans l'hyménium du cystocarpe en même temps que les asques. Les ascospores brunes donnent lieu au développement de l'homocystocarpophyte. Les

Source : MNHN, Paris

gonimies se développent soit des cellules vertes qui se forment dans le cystocarpe (*Lecanora Hagenii*) soit de spores hyalines produites dans le cystocarpe, soit sans, soit dans un hyménium.

Le gonocystium, phylogénétiquement plus ancien que le gonangium, produit les carpospores à l'intérieur de la membrane du zygote, par formation cellulaire libre. Comme exemple pour la démonstration du développement d'un tel cystocarpe j'ai choisi le *Lecanora calcarea*, (L.) Smrft. le même Lichen que MINKS avait examiné (fig. 4).

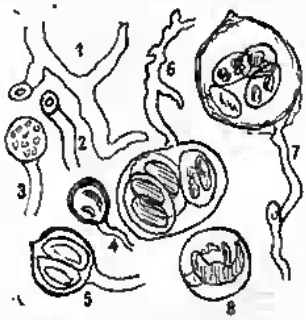


Fig. 4. — Evolution du cystocarpophyte du *Lecanora calcarea* (L.) Smrft. × 560.
1-7. Evolution du cystocarpophyte.
8. Carpospore.

Le cystocarpe du *Lecanora calcarea* (L.) Smrft. correspond à ce que MINKS a appelé gonocystium. L'évolution du cystocarpophyte commence par l'apparition d'un point légèrement teinté dans le bout faiblement gonflé d'une branche latérale de l'hyphe primaire (1 et 2). Le bout de l'hyphe, toujours encore hyalin gonfle plus fortement (3), et on voit alors se former un petit nombre de points répartis dans le plasme. Puis la cellule commence à se teinter en brun et dans son intérieur apparaissent les premiers signes de la séparation du plasme en deux (4), par formation libre. Cette scission interne se répète plusieurs fois (5 et 6), de sorte que le cystocarpe ainsi formé et toujours encore rattaché à l'hyphe, prend un aspect gloeocapsoïde. Les carpospores brunes contenues dans le cystocarpe se libèrent (7), leur contenu devient vert et, continuant leur évolution vers le gonimiophyte, prennent d'abord des formes chroococcoïdes puis gloeocapsoïdes, forme de la gonimie.

ITZIGSOHN, 1857 [160] signale déjà ce changement de couleur dans le plasme des « gonidies » du *Lecanora* (*Urceolaria*) *calcarea*.

Le cystocarpe du *Lecanora Hagenii* (Fig. 5) est du type que MINKS a désigné comme gonangium. Pour ce Lichen l'évolution du cystocarpophyte peut être suivie de la même façon que pour le *Rhiz. geog.*, c'est-à-dire que d'une part il est possible de la suivre à faible grossissement et de trouver petit à petit à l'intérieur, à fort grossissement, les nouvelles morphodes qui viennent s'y ajouter. Les thalles fructifiant du *L. Hagenii* se trouvent sur les troncs des jeunes arbres

Source : MNHN, Paris

ou sur les grosses branches d'arbres plus vieux. Par contre on trouve les premiers stades du cystocarpophyte sur les extrêmes pointes des branches, ou même sur les poils de leurs bourgeons cotonneux (1). L'hyphe brune toruleuse procède par transformations successives de l'hyphe primaire hyaline, par des filaments de celle-ci qui montent au dessus de la surface de l'écorce dans laquelle elle se développe ; en se colorant de plus en plus en brun, les cellules deviennent en même temps plus courtes et finalement isodiamétriques (2). Les figures (2) à

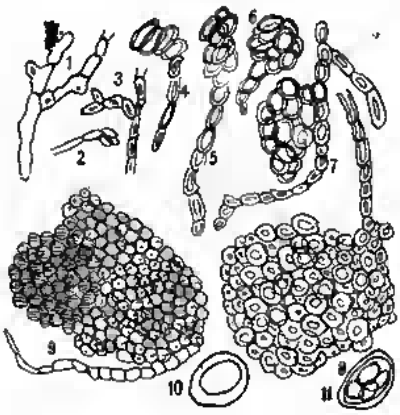


Fig. 5. — Evolution du cystocarpophyte du *Lecanora Hagenii* Ach.
1-7. Evolution du cystocarpophyte. 1. × 400 ; 2. × 600 ; 3. × 500 ; 4. × 400 ; 5-7. × 450.
8. Cystocarpe mûr. × 425.
9. Amas de carpospores sortant de la déchirure du cystocarpe. × 400.
10, 11. Carpospores mûres. × 450.

(8) montrent l'évolution de l'hyphe toruleuse en cystocarpe. Celui-ci reste jusqu'à sa complète maturation en connexe avec l'hyphe. Les plus gros cystocarpes atteignent jusqu'à environ 5 μ de diamètre (8). A ce stade il se trouve, à l'intérieur du carpe, un amas de carpospores gris-vert non encore mûres que l'on peut rendre visibles en écrasant le carpe sous le verre couvre-objet (Fig. 9). Le carpe est à ce moment composé d'une enveloppe formée de cellules toruleuses et d'un noyau globuleux, composé de jeunes carpospores.

Les cystocarpes mûrs ne sont finalement plus couverts que de restes de filaments toruleux, alors que le noyau, entouré d'une couche mucilagineuse ne se désagrège pas encore. Tout ce cyste est rempli de carpospores verdâtres qui s'agrandissent, deviennent d'un vert franc en même temps que le cyste se désagrège.

Avec le cystocarpophyte du *Coniocybe furfuracea* Ach. (fig. 6) nous sortons complètement du cadre des Gonangiacées et des Gonocystiacées, les deux seules que Minks connaissait. Vu sa forme spéciale rappelant tout à fait les téleutospores je désigne ce troisième genre comme *Téleutacées*.

Source : MNHN, Paris

Sur l'hyphe primaire, légèrement teintée de brun (fig. 1), se forment par place des cellules latérales ou terminales plus grandes, bru-

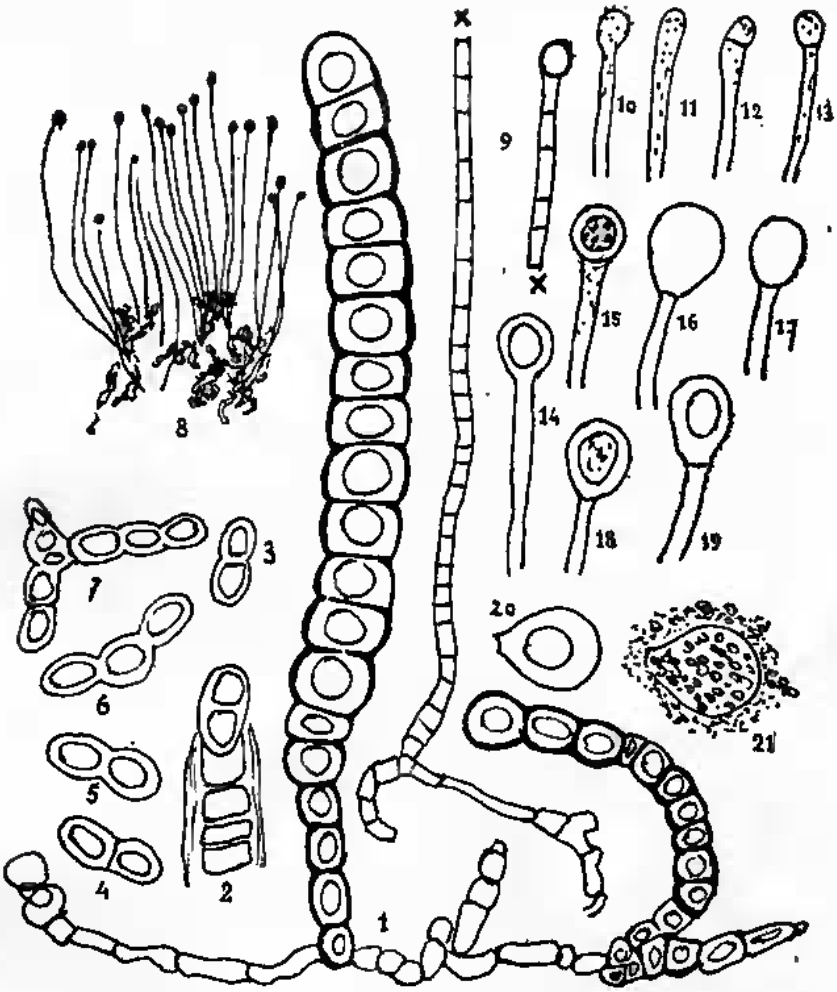


Fig. 6. — Evolution du cystocarpophyte du *Coniocybe furfuracea* Ach.

1. Hyphe primaire avec différents stades du cystocarpe. × 500.
2. Bout d'un cystocarpe avec une carpospore sortant de la cellule du sommet × 500.
3-7. Carpospores et leur évolution en gonimies. × 500.
8. Stylospores sur l'hyphe primaire. × 60.
9. Sporophore isolé. × 170.
10-19. Bouts supérieurs de sporophores avec des spores de plus en plus développées. × 500.
20. Stylospore séparée du sporophore. × 500.
21. Stylospore entourée de cellules sporogènes du mioplaste, produites à l'intérieur de la spore. × 500.

nes et à membrane plus épaisse (1). Après la formation d'une courte série de ces cellules basales, les cellules suivantes augmentent encore

Source : MNHN, Paris

de taille et forment une thèque de dimension très variable et de forme des téleutospores, c'est le cystocarpe de forme très spéciale (1 et 2) qui contient des carpospores (fig. 2 à 5) hyalines uniseptées. Il en procède à la germination la gonimie de forme trentepohloïde (6 et 7).

D'autre part on voit pousser sur l'hyphe primaire d'autres cellules moins fortement colorées en brun et d'un aspect moins toruleux. Elles forment de longs filaments bruns (7 à 19), plus clairs vers le haut, à cellules presque carrées dans le bas et deux à trois fois plus longues dans le haut. Ces filaments qui se dressent tout droit en l'air ont environ 0,5 mm de long et portent à leur bout une stylospore d'un brun foncé à noir, d'environ 25 μ de diamètre. Elle produira à sa germination le mioplaste (21).

Dans certains Lichens le cystocarpophyte est bien plus compliqué et prend des formes qui pour le moment sont considérées par la lichénologie comme Lichens. On en trouve surtout parmi les « lichens » avec des spores bipolariloculaires brunes. Ce sont alors les paraphyses qui produisent les stylospores dans le genre du *Coniocybe*. J'ai donné la description d'une série de ces stylospores dans un article publié dans la *Revue bryologique et lichénologique*, tome *XI*, 1938, p. 31 à 39, sous le titre « La production des stylospores dans les apothécies de Lichens ».

2) **Le Gonimiophyte** (deux morphodes).

a) **Le Mioplaste, morphode mâle.**

Le mioplaste qui forme la morphode mâle de la génération du gonimiophyte peut être produit soit par la cellule qui porte le cystocarpe, la cellule hypogyne, soit par les cellules de la couche extérieure de celui-ci, par des stylospores formées directement sur l'hyphe, par des paraphyses dans l'hyménium ou encore par des spores formées dans des asques de l'hyménium. L'hyphoplaste dans cette génération ainsi que dans les suivantes ne sert pas uniquement au rajeunissement par mixtion avec le gynophyte, il forme aussi le substratum d'hyphes sur lequel celui-ci se développera. C'est pour cette raison que je l'ai appelé hyphoplaste (producteur d'hyphes) ou, comme la mixtion se fait avec la gonimie : le mioplaste.

Les deux exemples de l'évolution de mioplastes donneront mieux qu'une description générale (presqu'impossible, vu la grande variété de formes pour chaque espèce), une idée de l'évolution de cette morphode.

On trouve dans cette évolution la simple cellule verte palmelloïde, des cellules gloeocapsoïdes, des formes stigonemoïdes, et même jungermanoïdes, celles-ci par exemple dans les *Pannaria*. Dans d'autres espèces proches parentes (*Psoroma hypnorum*, *Placyntium caesium*) ou plus éloignées (*Cladonia papillaria*) les mioplastes présentent non seulement les formes typiques des *Jungermannia*, mais également leur mode de multiplication par propagules.

Source : MNHN, Paris

Les stylospores, cellules mères des mioplastes peuvent être formées soit directement sessiles sur l'hyphe du cystocarpophyte, soit sur des sporophores plus ou moins longs (*Graphidées*), soit encore au bout des paraphyses dans des hyméniums du cystocarpe (*Petractis*). Finalement dans les espèces les plus développées, le mioplaste ou l'homomioplaste peuvent prendre des formes simulant de vrais lichens (*Buellia, Rinodina, Xylographa*) ; dans ce cas encore les cellules productrices de l'hyphe brune en chapelet du cystocarpophyte sont produites dans l'hyménium de ces « lichens » par les paraphyses fonctionnant comme sporophores.

Toutefois cette question n'est pas encore suffisamment approfondie pour que je puisse la développer ici. Je rappelle tout simplement que par exemple dans le *Lecania erysibe* et certains *Graphidées* des stylospores brunes sont septées à la pointe des paraphyses desquelles procèdent des hyphes toruleuses brunes toutes pareilles à l'hyphe des cystocarpophytes. Leur relation génétique avec un autre lichen par une suite de transformations ininterrompues est encore à démontrer. Les stylospores des *Graphidées* sont formées par l'hyphe brune toruleuse du cystocarpophyte et ne font donc pas partie du thalle, mais du périthalle. Une partie des Lichens que Minks a réunis sous le nom de Protrophie [213] sont probablement dans le même rapport génétique.

J'ai déjà exposé lors de la description du mioplaste du *Rh. geog.* les difficultés qui se présentent dans certains cas pour attribuer le mioplaste soit à la génération du cystocarpophyte, soit à celle du gonimiophyte pour qu'il soit inutile d'y revenir.

Le Mioplaste du Pannaria (Ach.) Th. Tr. (fig. 7).

Ce mioplaste est formé par les cellules du cystocarpe gloeocapsoïde (1 à 3). Les cellules brunes du cystocarpe perdent leur coloration dès la première scission hors du carpe (4). Cette première scission se fait avec participation de la membrane extérieure (3 et 4) et formation d'une membrane épaisse. Puis le plasme subit des scissions successives à l'intérieur de la gaine. Ces scissions étant toutes parallèles, il se forme des filaments scytonemoïdes (5 à 10), dont le plasme, jaunâtre au début, se colore petit à petit en glauque. Les filaments scytonémoïdes mûrs perdent ensuite leur coloration glauque et leur structure scytonémoïde, et les cellules dans la gaîne se transforment en une série de longs filaments minces et hyalins (12). Ceux-ci à leur tour se désagrègent en granules moléculaires d'hyphe sporogène.

La formation de l'homomioplaste part de la forme du début du filament scytonémoïde (6), mais à la scission verticale des cellules, telle qu'elle continue pour le mioplaste, s'ajoute une scission dans le sens perpendiculaire à celui-ci (7). Il en résulte des filaments stigonémoïdes (14) et (15). Ceux-ci forment des groupes richement branchés de « *Stigonema* », dont une petite branche est figurée en (18). Sur ces branches sont formées des propagules de forme scytonémoïde

Source : MNHN, Paris

(16) et (17). Celles-ci peuvent à leur tour se développer en filaments soit scytonémoïdes, soit stigonémoïdes, comme le stade 6 auquel elles correspondent.

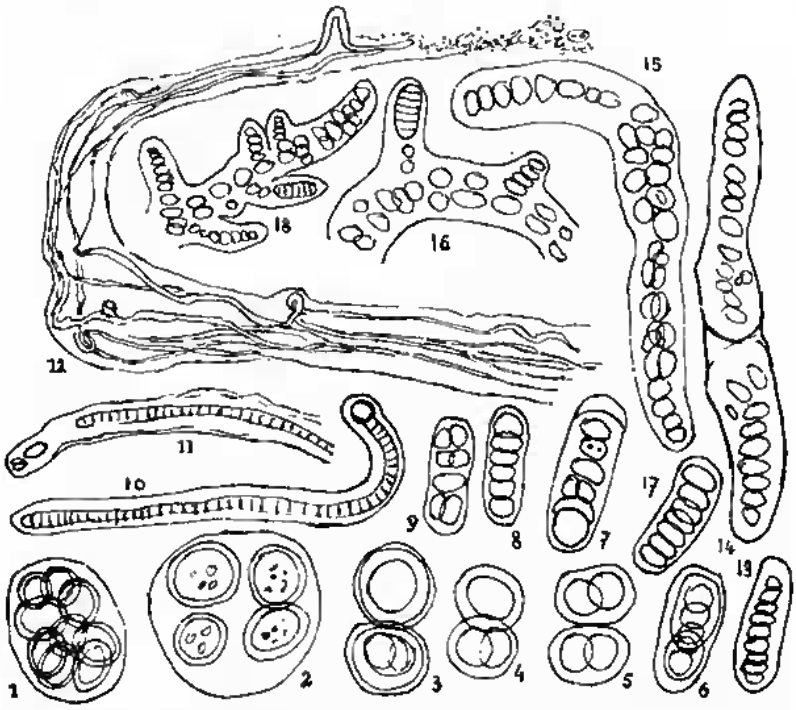


Fig. 7. — Mioplaste et Homomioplaste d'un *Pannaria*. × 500.

1. Cystocarpe avec carpospores. × 500.
2.-6. Carpospores évoluant vers le stade filamenteux du mioplaste. × 500.
7-10. Evolution vers la forme scytonémoïde. × 500, × 320.
11-12. Transformation des cellules dans la gaine en filaments hyphiques et leurs transformation finale en hyphe sporogène granuleuse. × 320.
13. Evolution de 6. vers la forme stigonémoïde de l'homomioplaste. × 400.
14-15. Jeunes stades stigonémoïdes. × 480, × 320.
16. Formation de propagules. × 320.
17. Propagule. × 500.
18. Branche de l'homomioplaste stigonémoïde. × 260.

Le Mioplaste du Cladonia strepsilis (Ach.) Wain. (fig. 8).

Les stylospores formées sur l'hyphe brune du cystocarpophyte sont portées sur des sporophores courts (1). Elles ont une à trois loges. En germant c'est normalement une des deux loges du bout qui pousse, alors que l'autre reste sans germer et s'agrandit simplement, (2) à (9). Il se forme ainsi des chaînettes qui d'ordiniare ne se multiplient que dans une seule direction. Ces chaînettes se développent finalement en rameaux jungermannoïdes (10), représentant une tige ronde composée de nombreuses cellules avec des feuilles en forme d'aiguilles à une ou peu de rangées de cellules. Les cellules des aiguilles de la

Source : MNHN, Paris

pointe de la branche jungermannoïde contiennent un plasme avec des grains de chlorophylle (11). Plus en arrière, il se forme dans les cellules de l'hyphe sporogène, qui se trouve aussi à l'extérieur (12). Tout au bout de la tige les cellules des feuilles qui restent sont remplies d'hyphe sporogène en filaments (13), (14).

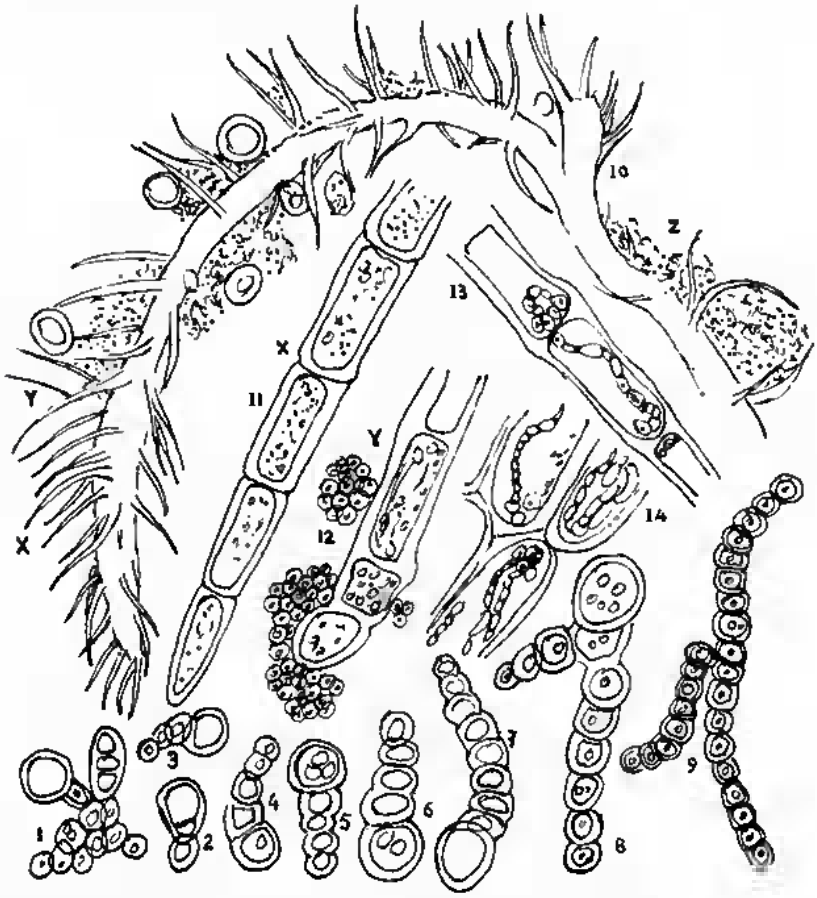


Fig. 8. — Evolution du Mioplaste du *Cladonia strepsilis* (Ach.) Wain.
1. Stylospores du cystocarpophyte. × 700.
2-9. Leur évolution vers le stade trentepohloïde. 2-6. × 420. 7. × 400. 8. × 550. 9. × 420.
10. Stade jungermannoïde. × 75.
11. Filament des environs de X. × 450.
12. Filament des environs de Y. × 450.
13-14. Filaments des environs de Z. × 450.

h) La Gonimie, morphode femelle.

A cause du rôle similaire que présente cette morphode dans le périthalle avec celui de la gonidie dans le thalle, je lui ai donné le nom de gonimie, nom que NYLANDER a créé pour les gonidies cyanophycoïdes. Cette désignation étant devenue superflue, d'autant plus que

Source : MNHN, Paris

certaines de ces algues bleues ne sont pas des gonidies, mais des stades de l'évolution de certains hyphoplastes, le terme de gonimie peut très bien servir à désigner cette troisième morphode. J'ai donné parfois à cette morphode le nom de zoosporophyte, les gonimies pouvant produire des zoospores, qui sont bien connues, surtout celles des gonimies de forme trentepohloïde. Ces zoospores produiront des homogonimies, les *Trentepohlia* des Algologues. Les deux morphodes de cette génération sont désignées dans leur ensemble comme gonimiophyte. La production des spores d'où sortira la génération suivante exige une mixtion avec l'hyphe sporogène du mioplaste. Cette mixtion ou fusion sporogène se fait de différentes manières. Elle est facile à suivre chez les gonimies trentepohloïdes où les hyphes hyalines très minces du mioplaste pénètrent dans le mucilage entre la membrane extérieure et le plasme des cellules. Il ne se produit vraisemblablement qu'une fusion cytoplasmique ; je n'ai jamais observé une hyphe pénétrant dans le plasme-même des cellules. Là où celles-ci sont touchées par l'hyphe, on voit se produire un changement dans leur contenu. Il se forme dans leur plasme des goutelettes hyalines d'aspect semblable au plasme de l'hyphe, et dans les cellules des filaments trentepohloïdes à contenu jaune, on voit ensuite apparaître de la chlorophylle. Le contenu de la cellule subit quelques transformations et se sépare en petits granules verts, comme lors de la formation sans fusion des zoospores. Mais contrairement à ce qui se passe pour les zoospores où ces granules sont isolément libérés lors de leur sortie de la cellule-mère par une déchirure de la membrane du sporangium, les granules se développant en gonimies restent en forme de globule, retenues ensemble par une membrane.

Les granules verts se résorbent ensuite dans le plasme qui devient homogène et dans beaucoup d'espèces intensément colorés en jaune ou orange. En même temps leur paroi devient épaisse ; c'est la gynogonimiospore qui est une hypnospore qui ne germera qu'au printemps.

Les gonimiospores présentent très souvent une forme urococcoïde avec leur rangée caractéristique de membranes vides d'un côté.

Notons en passant que les *Trentepohlia* désignés comme gonidies de certains Lichens (*Graphidées*) ne sont pas leur gonidies mais leur gonimies. Dans aucune des espèces que j'ai examinées je n'ai trouvé de formes trentepohloïdes comme gonidies, il s'agit toujours de gonimies.

Les morphodes du gonimiophyte procèdent de trois façons du cystocarpophyte. Dans les Lichens examinés, dans lesquels les gonimies se développent des spores produites dans les cystocarpes, elles dérivaient toujours d'ascospores *hyalines*. J'ai déjà mentionné les cas où la gonimie peut être produite par les cellules de l'enveloppe du cystocarpe ou par la cellule qui porte celui-ci, et je ne reviens pas sur les hésitations que l'on peut avoir quant à la génération à laquelle l'attribuer. Pour plus de clarté et de simplicité, j'attribue toutes les morphodes du gonimiophyte à la seconde génération du sporophyte. Ces carpospores dont sortent les gonimies peuvent être hyalines ou conte-

Source : MNHN, Paris

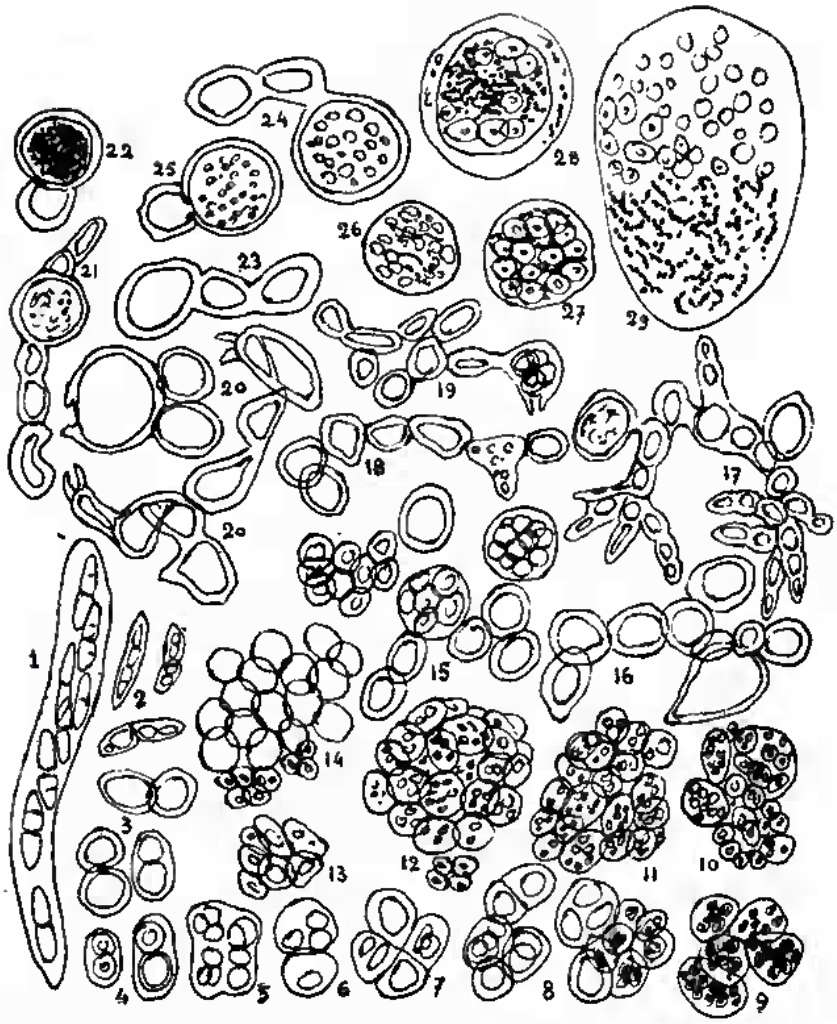


Fig. 9. — Gonimiophyte du *Collema nigrescens* (*Huds.*) *Ach.*

1. Asque avec 8 spores hyalines de deux à quatre loges, de l'hyménium du cystocarpe. × 500.
2. Spores hyalines grandissantes. × 500.
3-13. Leur évolution vers le stade gloeocapsoïde. × 500.
14. Début de la transformation en filaments trentepohloïdes. × 500.
15. Formation des premières cellules trentepohloïdes. × 500.
16-20. Evolution de l'*Homogonimiophyte*.
16. Filament trentepohloïde avec début de 3 sporanges de zoospores. × 350.
17. do. plus grand filament. × 350.
18. do. × 500.
19. Filament avec sporange contenant des zoospores. × 500.
20. Sporange vide de zoospores. × 400.
21-22. Evolution de la *spore-pollen*. × 400.
21. Sporange avec début de spore-pollen. × 400.
22. do. stade mûr (La structure de la spore-pollen se voit à travers la membrane du sporange). × 400.
23-29. Evolution du *granule thallin*.
23. Sporange de la gynogonimiospore, le futur granule thallin. × 400.
24. Sporange après mixtion (points rouges mobiles dans le plasme). × 400.
25. Sporange avec gynogonimiospore mûre. × 400.
26. Gynogonimiospore sortie du sporange. × 400.
27-28. Evolution vers le granule thallin. × 400.
29. Granule thallin. Haut : cellules de l'intérieur. Bas : cellules du cortex ou hyphe gonidiogène. × 400.

Source : MNHN, Paris

nir de la chlorophylle ; elles évoluent le plus souvent en formes trentepohloïdes, hormosporoïdes ou protococcoïdes. Alors que les spores hyalines du cystocarpe évoluent donc en gonimie, les ascospores brunes que l'on trouve dans les mêmes hyméniums se développent en homomioplastes. Les mioplastes par contre, s'ils ne sont pas produits directement par l'hyphe du cystocarpophyte procèdent très souvent de stylospores plus ou moins caractéristiques produites par l'hyphe du cystocarpophyte ou sur des paraphyses du carpe de celui-ci : parfois alors par un détour des plus compliqués.

Le Gonimiophyte du *Collema nigrescens*. (Huds.) Ach. (Fig. 9).

Les spores desquelles procède ce gonimiophyte sont formées dans des asques allongés produits à l'intérieur du carpe du cystocarpophyte. Les spores hyalines, de deux à quatre loges, sorties de l'asque, s'allongent et grossissent surtout en germant (2 à 4) et forment par suite de plusieurs septations internes des agglomérations gloeocapsoïdes (5 à 12). Par la suite les cellules du Gloeocapsa s'agrandissent et forment des rangées de cellules trentepohloïdes (13 à 15). Dans le stade trentepohloïde on trouve souvent des cellules grossies avec bec (16 à 20). Ce sont des sporanges de zoospores (zoosporanges). Les cellules qui forment les sporanges producteurs de spores-pollen sont rondes (21). La structure typique de la spore-pollen peut parfois être reconnue à travers la membrane de la sporange (22). Les sporanges producteurs de granules thallins se forment après la pénétration et

---

EXPLICATION DE LA FIGURE 10.

Cladonia papillaria. × 400.

1. Filament trentepohloïde dont la membrane est déjà gonflée. L'hyphe sporogène a pénétré dans le mucilage et va d'une cellule verte à l'autre, sans encore y pénétrer.

2. Stade plus avancé. Le mucilage est plus gonflé. L'hyphe sporogène, de la couche qu'elle forme dessous, a pénétré dans la gonimie. L'hyphe n'a toujours pas encore pénétré dans le plasme des cellules.

3. Le mucilage de la gonimie est complétement désagrégé et s'étale à plat. L'hyphe sporogène a pénétré dans la membrane des cellules où elle déverse son plasme hyalin qui reste longtemps séparé du plasme de la gonimie qui est vert (pointillé dans le dessin).

Spilonéma paradoxum. × 400.

4. L'hyphe sporogène pénètre dans le mucilage du globule gloeocapsoïde, mais ne pénètre pas dans les cellules vertes.

5. L'hyphe sporogène entoure finalement d'une façon plus ou moins dense le plasme de la future gynogonimiospore.

Ephebe lanata. × 400.

6. L'hyphe sporogène pénètre dans la gonimie gloeocapsoïde entre les cellules vertes.

Lecidea isidiosa. × 400.

7. Les cellules de mixtion sporogène sont simplement mêlées, dans le mucilage gloeocapsoïde, à l'hyphe sporogène.

Pannaria brunea. × 550.

8. Les gonimies sont étroitement entourées par l'hyphe sporogène.

Calicium nigrum. × 1.000.

9. Mixtion sporogène par entourage de la gonimie par l'hyphe sporogène et pénétration de celle-ci dans le plasme de la gonimie.

Psoroma hypnorum.

10-14. Différents stades de l'évolution de la mixtion sporogène. 11. × 550. × 850.

Source : MNHN, Paris

la mixtion des hyphes sporogènes (points rouges mobiles dans le plasme) (24). Elles grandissent et résorbent complètement la membrane du sporange et évoluent en granule thallin (25 à 29).

Mixtion ou fusion sporogène.

Pour la production de la génération femelle après la gonimie, une mixtion de celle-ci avec le mioplaste est nécessaire. Dans la fig. 10, j'ai donné une série de formes sous lesquelles peut se présenter la

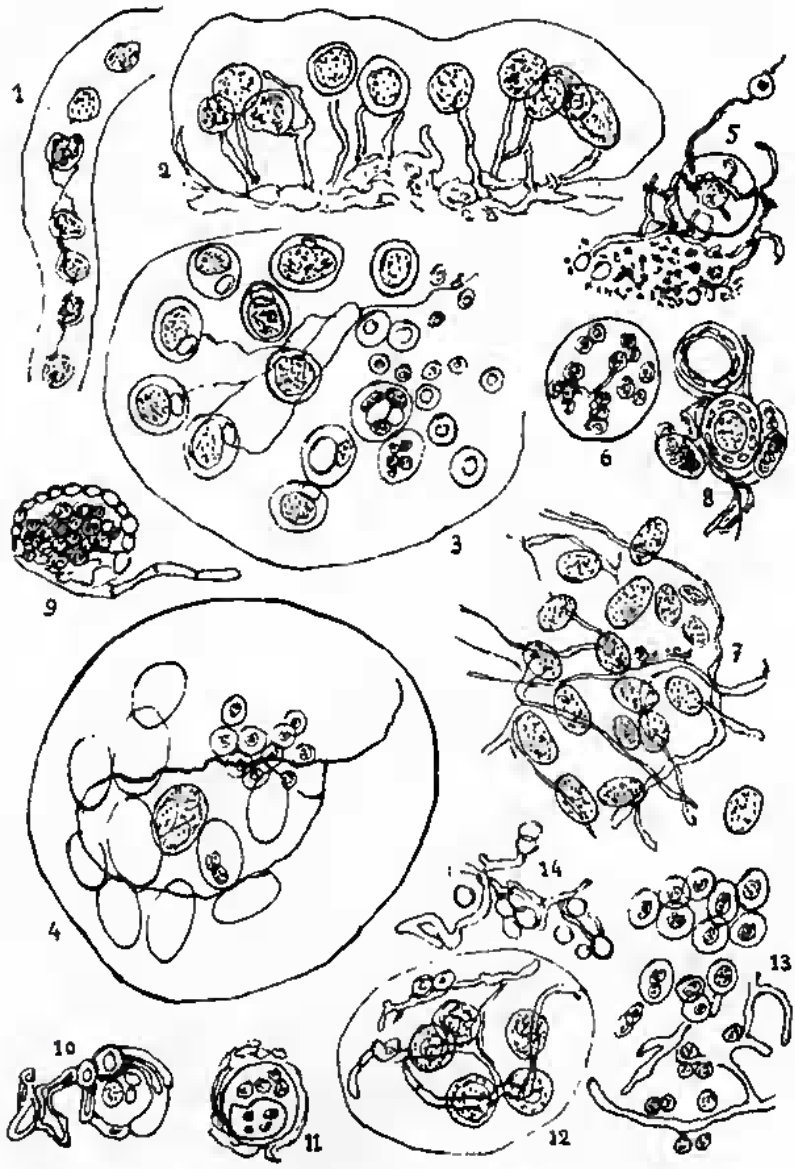


Fig. 10. — Diverses Mixtions sporogènes.

Source : MNHN, Paris

fusion sporogène. Cette mixtion est relativement facile à suivre dans les gonimies trentepohloïdes où l'on trouve le mioplaste sous forme de filaments hyalins très ténus dans le mucilage entre la paroi externe des cellules et leur plasme. La mixtion n'est sans doute que cytoplasmique car dans ce cas je n'ai jamais vu pénétrer l'hyphe sous forme de suçoirs dans le plasme des cellules. Là où celles-ci sont en contact avec l'hyphe, on voit se produire un changement dans le contenu de la cellule. Il s'y forme des goutelettes hyalines du même aspect que le plasme de l'hyphe et dans les espèces trentepohloïdes à contenu jaune on voit bientôt la mixtion suivie de la formation de chlorophylle. Le contenu de ces celtules subit quelques transformations et finalement il se sépare en petits granules verts comme lors de la formation de zoospores. Mais contrairement à ce qui se passe pour les zoosporanges, ces granules ne sont pas libérés par une ouverture du sporange, mais restent réunis dans la membrane de celui-ci.

Par la suite les granules se dissotvent dans le plasme, le contenu devient homogène et dans beaucoup d'espèces se colore intensément en jaune à orange. La membrane extérieure épaissit simultanément et la gonimiospore, une hypnospore, est complètement formée. Leur germination se fait au printemps.

Ces gonimiospores sont souvent urococcoïdes avec leurs membranes vides attachées typiquement d'un côté.

D'autres mixtions se font par pénétration de l'hyphe sporogène sous forme de suçoirs à travers la membrane de la cellule de la gonimie dans son plasme ; d'autres par simple accolement contre la membrane de la cellule.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III.

B. LE THALLE.

1. Le Progonidiophyte (deux morphodes).

a) L'Ormodioplaste, morphode mâle.

Cet hyphoplaste dans la phase la plus marquante de son développement se présente sous une forme identique à celle des pollens des pins. Ceci a amené les observateurs à les considérer comme provenant du dehors. J'avais moi-même commis cette erreur au début de mes recherches, mais par la suite, un fait ne manqua pas de me frapper.

Chaque fois qu'une préparation contenait des gonimiospores, j'y trouvais également des pollens, et lors de l'examen d'un *Pannaria*, je pus me convaincre qu'il existait une relation génétique entre la gonimiospore et le « pollen ». Chez ce *Pannaria*, les gonimiospores sont relativement grandes et d'un beau jaune lumineux. Un jour, sous le microscope, il me fut donné de voir nettement une gonimiospore donnant naissance à un grain de pollen, encore en forme de boule à ce moment. Le processus dura quelques minutes. Ces corps ayant le caractère de spores, je leur ai donné le nom de spores-pollen. Les spores-pollen se trouvent chez de nombreux Lichens, peut-être même chez toutes les espèces.

Par la suite, j'ai pu constater que la structure caractéristique de la spore-pollen est parfois reconnaissable à travers la membrane de la gonimiospore bien développée. Les recherches sont longues à faire, car d'une part les gonimiospores sont relativement rares, d'autre part on n'en trouve à peine une sur cent dans laquelle on puisse observer la structure de la spore-pollen.

Le fait que la spore-pollen fasse partie de l'évolution des lichens paraît si surprenant que, avant même qu'Elfving m'ait prévenu de la difficulté que j'aurai à faire admettre que la spore-pollen est partie intégrale du cycle principal, j'ai moi-même cherché à m'assurer que mes observations étaient exactes.

Pour intégrer la spore-pollen dans le cycle de l'holophyte je ne me suis pas contenté de constater le fait de la présence simultanée des gonimiospores et des spores-pollen, et du fait d'avoir suivi sous le microscope la naissance d'une spore-pollen de son sporange (celle-ci pourrait être interprétée, et l'a été, comme une illusion d'optique) ;

Source : MNHN, Paris

j'ai cherché d'autres arguments. On peut parfois constater à travers la paroi du sporange la structure caractéristique de la spore-pollen.

J'ai vu apparaître des grains de spores-pollen sur une culture de Lichen en boîte Pétri, et j'ai pu suivre leur développement sous faible grossissement. Un apport du dehors était absolument exclu.

J'ai pu établir les transformations successives des spores-pollen au cours de leur évolution pour plusieurs espèces de Lichens. J'ai toujours trouvé la même évolution pour une espèce donnée, quelle que soit la provenance des exemplaires examinés. Cette évolution varie d'une espèce à l'autre.

La spore-pollen d'après des observations au *Cladonia strepsilis*, semble avoir, du moins dans certaines espèces, une reproduction comme homoplast. Toutefois ces observations ne sont jusqu'à présent pas absolument concluantes.

On trouve des spores-pollen à la surface du *Pyrenula nitida* et de certains *Arthonia* et *Graphis*, dont les thalles contiennent des gonidies. Par contre on ne trouve jamais de spores-pollen sur les thalles des mêmes espèces qui ne contiennent pas de gonidies.

Etudié in situ, on trouve que les spores-pollen sont toujours posées sur les thalles, dans la même position, dos vers en bas, les deux ailes vers le haut, ce qui permet plus facilement la sortie et la propagation à la surface des hyphes ormodiques et des céphalodies.

A sa naissance, la spore-pollen a la forme d'une boule. J'ai fait de longues recherches avant d'avoir pu observer le passage de la forme de boule à la forme connue composée d'une partie centrale avec deux ailes. On ne trouve pour ainsi dire jamais de forme transitoire entre les deux états, et cela pour cause. A l'intérieur de la paroi de la jeune spore-pollen, encore en forme de boule, on voit que certaines parties de l'exine sont plus épaisses. Leur forme et leur disposition font supposer qu'elles jouent le rôle de ressorts. La division tripartite de la spore-pollen est déjà visibte lorsque celle-ci est encore sous forme de boule. Lorsqu'elle est arrivée à maturité — probablement sous l'effet de la dessiccation et non de l'humidité —, sa membrane extérieure est déchirée sous l'effet des « ressorts ». Les deux ailes sont écartées sans doute assez rapidement, peut-être même violemment pour projeter la spore en l'air.

Après cette évolution, la spore-pollen augmente encore en dimension, et à l'intérieur de sa partie centrale il se forme des cellules hyalines qui ne sont nettement visibles qu'après coloration à la fuchsine ou autre. Ces cellules augmentent de volume, sortent finalement de la spore, et leur contenu commence à se teinter en vert. Elles deviennent ensuite gloeococcoïdes, et traversent dans leur évolution toutes les formes des « algues » des céphalodies. Celles-ci ne sont autre chose qu'une phase de l'évolution de l'ormodioplaste. Par une dernière évolution, ces « algues » se transforment en hyphes qui se désagrègent en ormodies que nous allons tout à l'heure retrouver dans le thalle.

Source : MNHN, Paris

Dans d'autres espèces la spore-pollen produit dans sa partie centrale un ormodiocyste. Dans ce cas les cellules hyalines formées au début, ainsi que nous venons de le voir, sont moins nettement contourées, et ressemblent plutôt à des gouttes d'huile. Lorsque l'ormodiocyste est mûr, le contact avec de l'eau en fait sortir des gouttelettes hyalines de dimensions diverses. Les grosses et les petites sont immobiles, tandis que celles d'environ 1 à 1 × 2 μ de diamètre sont douées de mouvements autonomes dans le genre de ceux des androspores. Elles ont le même aspect, les mêmes dimensions et les mêmes mouvements que les ormodies que l'on retrouve dans le thalle autour des progonidies.

Chez certaines espèces, l'ormodiocyste peut ne jamais quitter la spore-pollen. Chez d'autres il sort par une déchirure de l'exine de la partie centrale et continue son évolution hors de la spore-pollen. Cette évolution présente tous les passages entre la simple désagrégation en ormodies et la formation de céphalodies.

J'ai désigné comme *ormodies* les petites particules de l'ordre de grandeur de 1 μ qui sont formées dans les ormodiocystes ou par un autre détour (céphalodies) et qui sont destinées à pénétrer dans les progonidies pour mettre en marche l'évolution de celles-ci en gonidies.

L'hyphe ormodique évolue normalement à la surface du thalle où elle a été signalée sous différentes dénominations.

L'évolution des ormodies ressemble beaucoup à celle de microbes et l'on peut se demander s'il faut les considérer comme le font Ambroz 1909 [4] et Ruzika [260] pour les bactéries, comme noyaux libres mobiles.

Les ormodies ont été signalées par plusieurs auteurs. D'après Nylander 1858 [241] les gonidies dans les thalles pulvérulents et les sorédies sont entremêlées d'éléments filamenteux et de *granulations moléculaires*. Celles-ci sont des corpuscules très ténus et irréguliers, d'un diamètre de 1 à 2 μ, qui se trouvent, soit dans les parties superficielles, soit dans l'intérieur du thalle. On en observe de petites agglomérations remplissant les lacunes de l'axe médullaire des *Usnées* ; mais elles sont surtout abondantes dans la médulle des thalles crustacés.

L'Ormodioplaste du *Collema multifidum* (Scop.) Dehaer. (Fig. 11).

La spore-pollen du *Collema multifidum* ne se développe pas dans la sporange pour en sortir toute finie. L'androgonimiospore ne se développe en spore-pollen qu'une fois sortie de la cellule-mère. Les figures 1 à 13 en donnent son évolution jusqu'à la formation de la spore-pollen. Puis il se forme, dans la partie centrale, par formation libre, quelques cellules hyalines, les primordiums de l'ormodiocyste. La spore-pollen grandit alors fortement (jusqu'à 120 × 180 μ) — dans le *Cladonia strepsilis* elles atteignent aussi environ 130 × 200 μ — beaucoup plus que dans la plupart des autres espèces et il se forme dans son intérieur une ou deux ormodiocystes (15 à 17). Lorsque celles-ci

Source : MNHN, Paris

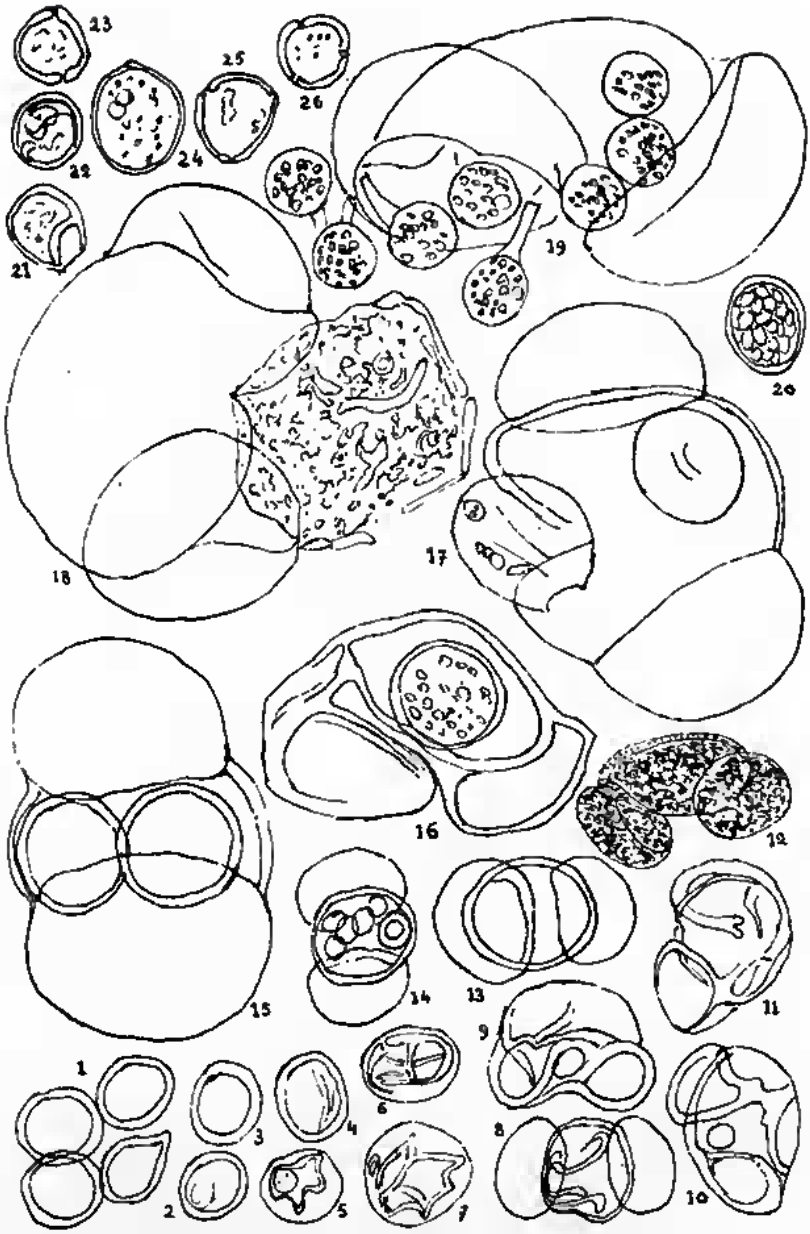


Fig. 11. — L'Ormodioplaste du *Coltema multifidum* (Scop.) Schaer.
1. Androgonimiospore. × 270.
2-13. Son évolution en spore-pollen. × 300.
14. Spore-pollen avec primordium de l'ormodiocyste. × 300.
15-17. Spore-pollen avec ormodiocyste plus avancé. × 300.
18. Spore-pollen avec ormodiocyste mûr sortant de la cellule-mère. × 300.
19-26. Evolution de la spore-pollen en tristomes. × 400.

Source : MNHN, Paris

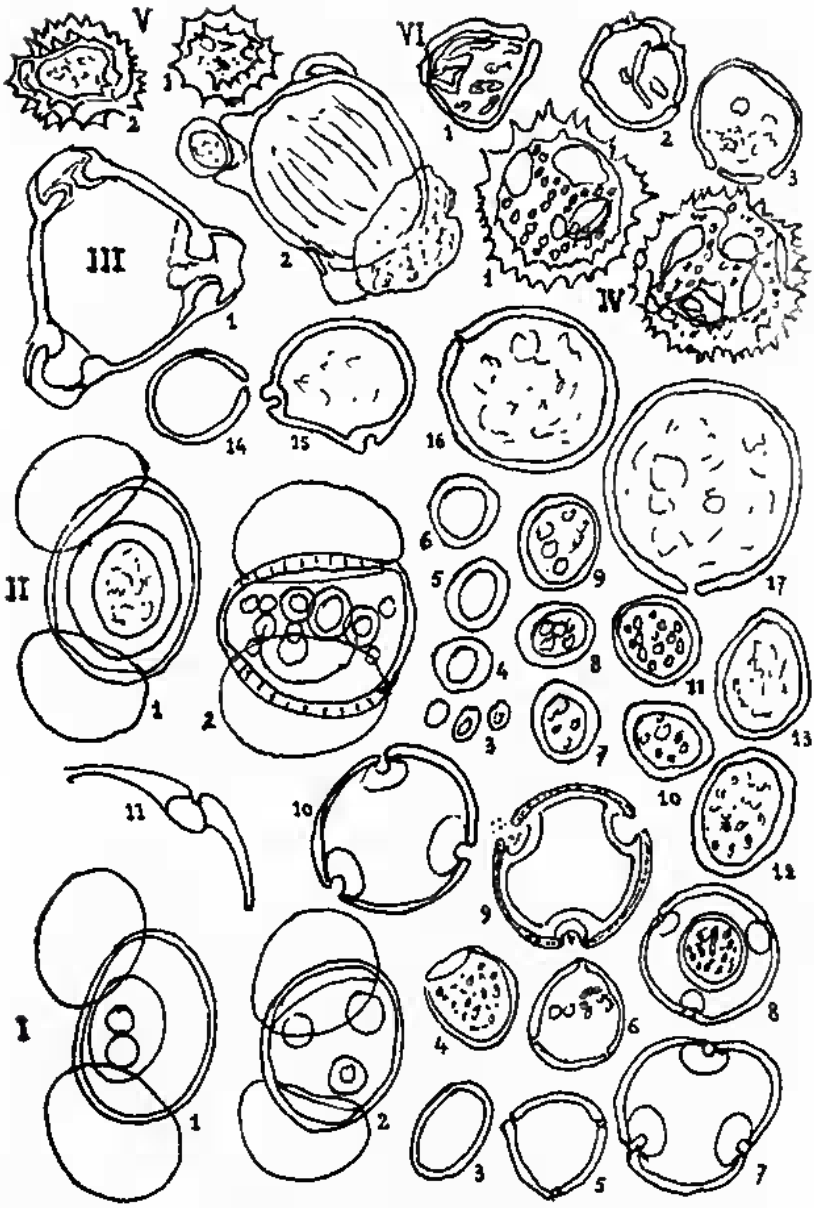


Fig. 12. — Les Tristomes.

I. Evolution du tristome du *Collema nigrescens*.
1-2. Spore-pollen avec primordiums de tristomes dans la cellule centrale. × 550.
3-10. Evolution du tristome. × 550.
11. Une des ouvertures dans la membrane. × 850.
II. Evolution du tristome du *Cladonia cornuta*.
1-2. Spores-pollen avec primordiums de tristomes. × 550.
3-17. Evolution du tristome. × 550.
III. Tristome du *Stereocaulon alpinum*.
1. Tristome. × 350.
2. Tristome en train de déverser les ormodies. × 350.
IV. 1-2. Tristome du *Parmelia furfuracea*. × 550.
V. 1-2. Tristome du *Calicium nigrum*. × 550.
VI. 1-3. Tristome du *Cladonia strepsilis*. × 550.

Source : MNHN, Paris

sont mûres elles sont remplies d'ormodiohyphes qui, en gonflant dans l'eau, sortent de la membrane de la spore-pollen (18). Au lieu de former de grosses ormodiocystes il peut aussi, probablement selon les circonstances extérieures, se former des tristomes (19 à 20) (Variation de température comme pour la formation des zoospores).

L'Evolution des Tristomes.

Les tristomes sont une forme très typique de l'évolution de l'ormodioplaste qui chez certains lichens s'intercalent entre la spore-pollen et l'ormodiocyste. Il se pourrait que leur formation soit provoquée comme celle des zoospores par des changements de température. Rien de certain n'est toutefois connu à ce sujet et on ne sait si toutes les espèces de lichens qui forment des spores-pollen, forment également des tristomes. De même leurs ouvertures, devant lesquelles on trouve parfois des corpuscules dans le genre des conidies (ormodies) ne servent pas toujours au déversement de ces corpuscules, car ceux-ci ne se libèrent parfois que par la déchirure du tristome transformé en cyste. Leurs formes peuvent fortement varier, non seulement quant au nombre des ouvertures qui normalement est de trois, mais aussi par leur forme générale. Je donne dans la fig. 12 l'évolution des tristomes de plusieurs espèces à partir des cellules hyalines de la spore-pollen.

Les Céphalodies.

Les céphalodies, ainsi que je vais l'exposer, font partie du développement des ormodioplastes. Toute leur évolution correspond à celle des ormodioplastes des autres lichens qui passent par les spores-pollen. Sur le *Leptogium microphyllum* (Ach.) Zahlb. j'ai en outre trouvé de toutes jeunes céphalodies qui avaient la forme des spores-pollen et que recouvrait encore leur membrane caractéristique, tandis qu'à l'intérieur des « gonidies » bleues étaient déjà formées.

Je vais exposer cette évolution de l'ormodioplaste par des céphalodies pour le *Solorina saccata*.

Evolution de l'ormodioplaste du *Solarina saccata* (H.) Ach. Fig. 13 (1 et 2).

1. Androgonimiospore. × 375.
2-9. Son évolution vers l'« Urococcus ». × 375.
10.13. Formation du sporange urococcoïde. × 300.
14. Spore-pollen fraîchement sortie du sporange. × 300.
15. Formation d'une cellule hyaline dans la partie centrale de la spore-pollen. × 300.
16.17. La cellule hyaline s'est divisée en 6 à 8 nouvelles cellules toujours hyalines. × 300.
18.19. Ces cellules continuent à se diviser et se teintent en vert. × 300.

Source : MNHN, Paris

20.21. Ces cellules prennent une teinte verte plus intense. Tout le groupe formant un cyste entouré d'une membrane mince est sorti de la spore-pollen par écrasement sous la lamelle couvre-objet. × 300.
22. Le jeune cyste continue à s'agrandir et le nombre des petites cellules vertes augmente encore. × 300.
23. Les cellules vertes dans le cyste s'entourent par groupe d'une membrane. × 300.
24.25. Ces groupes de cellules vertes se transforment successivement d'abord en filaments stigonémoïdes, puis en filaments lyngbioïdes. × 250.
26. Les filaments lyngbioïdes de la céphalodie complètement développés. × 250.
27. Un filament court lyngbioïde. × 250.
28-32. Les cellules du filament lyngbioïde se segmentent aussi parallèlement à la direction du filament et forment des cystes remplis régulièrement de cellules rondes, vertes. × 250.
33-38. Le cyste s'agrandit et les cellules dans son intérieur prennent la forme de filaments nostocoïdes. Ces cystes deviennent beaucoup plus grands, jusqu'à environ 1/4 de mm. × 160.
39. Lorsque le cyste nostocoïde se désagrège finalement, les « Nostoc » s'entourent par groupes de membranes minces qui peuvent évoluer en nouveaux cystes nostocoïdes. × 160.
40.41. Ou leur membrane est résorbée, libérant des cellules isolées. × 160.
42. Ces cellules se décolorent. × 650.
43. et se regroupent en petits amas qui s'entourent d'une membrane.
44. Par scission les cellules diminuent encore de dimension et à partir de ce moment sont colorées en rouge par le mélange bleu-coton-Soudan, alors que tant qu'elles avaient la forme nostocoïde, elles se coloraient en bleu. × 650.
45.46. La membrane de ces petits groupes se résorbe et les ormodies se répartissent à la surface du thalle. × 650.
47. Ormodies collées à la surface du thalle. Coupe verticale du cortex. × 650.

La fig. 13 doit avant tout démontrer que les Céphalodies ne sont autre chose qu'une certaine forme de l'évolution de l'ormodioplaste.

L'androgonimiospore (1) produite par le gonimiophyte est d'abord verdâtre, mais prend très vite une couleur orange (2) qui devient de plus en plus intense jusqu'à la formation finale du sporange urococcoïde (3 - 13). La spore-pollen qui en sort par déchirure de la membrane (14) semble d'abord vide. Bientôt il se forme dans la partie centrale une cellule hyaline (15) qui se divise en plusieurs (6 à 8) grandes cellules verdâtres (16.17). Celles-ci se divisent ensuite en un assez grand nombre de cellules qui remplissent complètement la partie centrale (18 - 19). En écrasant doucement la spore-pollen à ce stade on

Source : MNHN, Paris

arrive à en faire sortir un cyste rempli de petites cellules vertes (20 - 21). Normalement ce cyste sort tout seul par suite de la rupture de la membrane de la spore-pollen (22). Les petites cellules vertes du cyste sont d'abord réparties de façon régulière. Par la suite, il se forme des groupements par paquets de ces cellules qui s'entourent

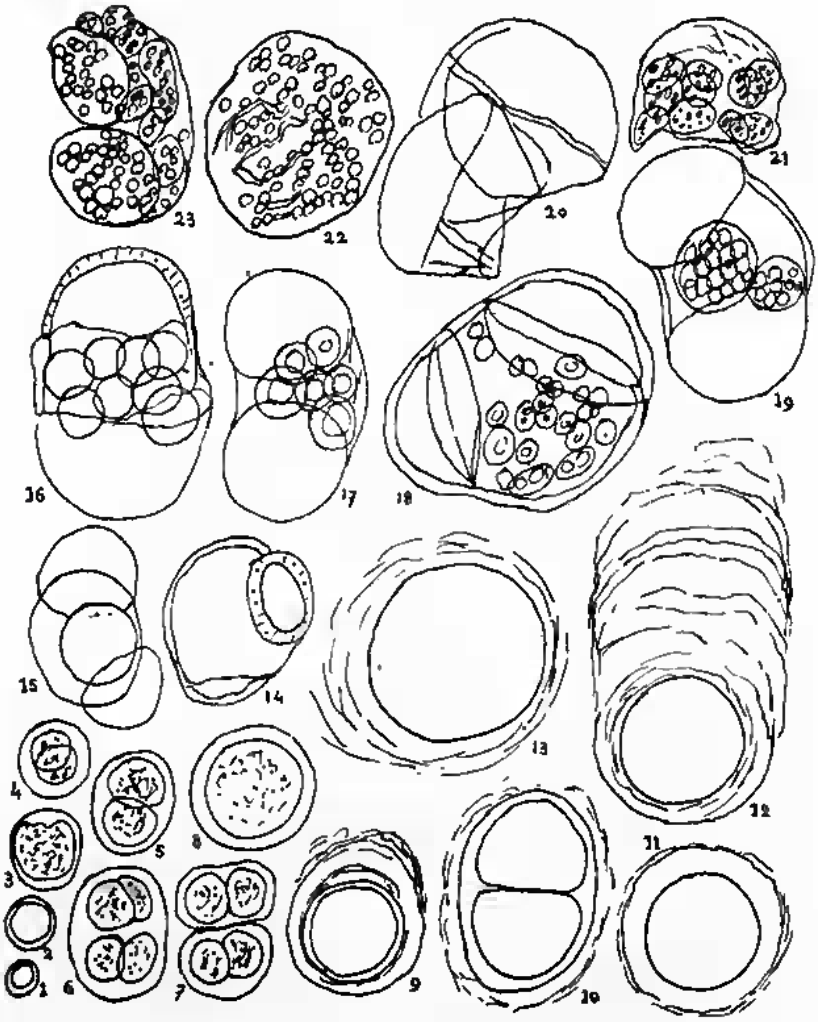


Fig. 13 (1). — L'Evolution de l'ormodioplaste de *Solorina saccata*.

d'une membrane mince (23). Puis ces nouveaux cystes se développent successivement en filaments stigonémoïdes (24-25) qui prennent ensuite la forme de filaments lyngbioïdes tels qu'ils se trouvent normalement dans les jeunes céphalodies (26).

Fries, 1866 [120] donne, se référant à des dessins de Nylander (Synopsis), l'évolution des filaments cyanophycoïdes des céphalodies

Source : MNHN, Paris

du *Stereocaulon*. Cette évolution a une certaine ressemblance avec celle des filaments cyanophycoïdes des céphalodies du *Solorina saccata*.

Ces filaments lyngbioïdes se septent en morceaux de 6 à 8 segments (27) qui commencent alors à ne plus se segmenter verticalement, mais parallèlement à l'axe du filament (28), de sorte qu'il se forme des cystes ronds contenant, régulièrement réparties, des petites cellules vertes (28 à 33). Ces petites cellules vertes rondes se développent ensuite chacune de façon autonome en filaments nostocoïdes qui remplissent entièrement le cyste toujours grossissant qui peut attein-

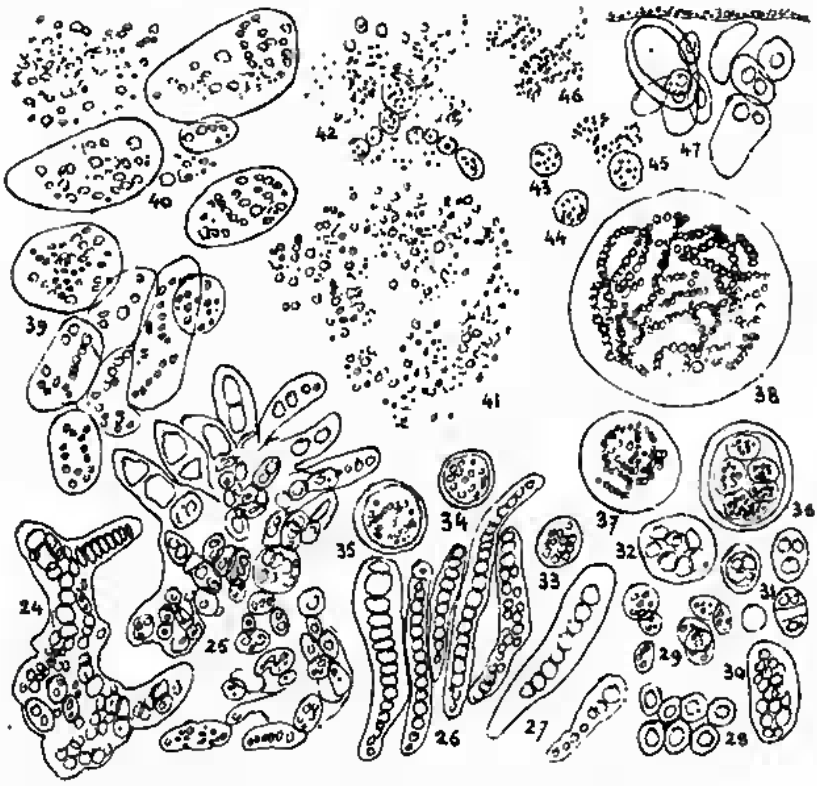


Fig. 13 (2). — L'évolution de l'ormodioplaste de *Solorina saccata* (suite).

dre jusqu'à environ 1/4 de mm de diamètre (34-38). Les filaments nostocoïdes se groupent de nouveau par paquets qui s'entourent d'une membrane mince. Ces nouveaux cystes sont libérés par résorption de la membrane commune (39). Chacun de ces jeunes cystes peut simplement grandir et atteindre les dimensions du cyste-mère ; ou bien les membranes secondaires sont également résorbées et les filaments nostocoïdes se séparent en cellules rondes isolées, toujours encore vertes. Chacune de ces cellules s'agrandit d'abord individuellement et commence à perdre sa couleur verte (41-42). Puis s'entou-

Source : MNHN, Paris

rant d'une membrane un peu plus épaisse, son plasme se sectionne en petites cellules hyalines (43). C'est à partir de ce moment que ces cellules de l'ordre de grandeur de 1 μ se colorent en rouge par le mélange bleu coton - rouge Soudan, alors que les filaments lyngbioïdes et nostocoïdes en étaient jusque là colorés en bleu (44). La membrane commune est alors définitivement résorbée et les cellules composant maintenant l'hyphe ormodiogène s'étalent en plaques irrégulières, plectenchymateuses à la surface du thalle (46-47) en de petites cellules d'environ 1 μ de diamètre et fortement colorées en rouge par le Soudan.

De la surface du thalle les ormodies pénètrent dans les cellules du cortex, formées par l'hyphe gonidiogène où elles provoquent par cette mixtion la formation de gonidies qui, elles, sont libérées par la transformation des parois de l'hyphe gonidiogène en filaments d'hyphe du progametoplaste (hyphe de la médulle).

b) Le Progonidiophyte, morphode femelle.

Le progonidiophyte, dans le sens restreint, commence par la gynogonimiospore et va jusqu'à la gonidiospore.

Alors que l'ormodioplaste se développe sans mixtion de la gonimie, la gynogonimiospore doit sa formation à la mixtion de la gonimie avec l'hyphe sporogène. Cette mixtion peut se produire de différentes façons, tel que nous l'avons vu plus haut.

Chez les gonimies trentepohloïdes l'hyphe sporogène ne pénètre pas dans le plasme de la gonimie, elle ne s'applique qu'étroitement à la cellule et il se produit alors par osmose une transmission du plasme de l'hyphe dans la cellule de la gonimie dont on voit bientôt le contenu s'altérer. Il s'y forme d'abord des gouttelettes hyalines du même caractère que le plasme des filaments hyphiques et bientôt on voit se former de la chlorophylle dans le plasme. Le contenu de ces cellules subit une série de transformations et finalement il s'agglomère en une masse de petites cellules vertes comme lors de la formation des zoospores. Mais contrairement à celles-ci, elles ne sont pas libérées par une ouverture de la membrane, mais restent entourées par le sporange. Par la suite les cellules vertes dans le sporange sont résorbées par le plasme, le contenu du sporange devient homogène, et souvent coloré en jaune ou orange intense. En même temps la membrane extérieure s'épaissit, complétant ainsi la formation de la gynogonimiospore.

La gonimiospore est une hypnospore. Elle exige une période de repos avant de commencer sa nouvelle transformation. Celle-ci se manifeste par la formation de granules verts dans son plasme jaune. En même temps l'épaisse membrane se résorbe, et finalement toute la spore est transformée en une série de petites cellules vertes et rondes, dont chacune est entourée d'une membrane. Elles forment pendant quelque temps une masse globuleuse, que j'ai appelée granule thallin, duquel procèdera le thalle.

Source : MNHN, Paris

Simultanément l'ormodioplaste prépare un feutrage d'hyphes, sur lequel se développeront les granules thallins. Les cellules vertes, libérées de ces derniers, grossissent, leur membrane s'épaissit, elles s'allongent de plus en plus jusqu'à prendre la forme d'hyphe. En même temps leur contenu vert pâlit. Cette nouvelle hyphe s'allonge jusqu'à l'emplacement où se formera la couche gonidiale : c'est l'hyphe gonidiogène.

A ce moment, dans le *Collema* p. ex., l'extrémité de chacune des hyphes gonidiogènes se ramollit, s'ouvre et déverse son plasme sous forme de granules presqu'incolores dans le feutrage de l'ormodioplaste. Ces granules sont des progonidies.

L'hyphe de l'ormodioplaste de son côté s'est partiellement transformée par scissions successives en cellules extrêmement ténues (1 μ environ) qui par des mouvements autonomes se dirigent vers les progonidies probablement attirées par chimiotactisme. Bientôt l'on voit dans le plasme des progonidies les mêmes corpuscules également en mouvement. La pénétration se fait par accolage à la membrane et ensuite dissolution de celle-ci au point de contact.

Bientôt après l'apparition de ces corpuscules mobiles dans le plasme des progonidies, celles-ci commencent à former de la chlorophylle et se transforment petit à petit en gonidies. Après la pénétration des ormodies dans les progonidies il se forme la gonidiospore à membrane épaisse, mais ce stade est souvent très effacé et difficile à observer, de sorte que l'évolution donne l'impression d'être continue. Il faut toutefois faire théoriquement une séparation d'une génération entre la progonidie et la gonidie.

Les progonidies croissent jusqu'à atteindre la dimension des gonidies. Au début elles n'ont pas de couleur très précise, puis elles deviennent vertes et se multiplient par division : la gonidie est formée.

Ceci est en grandes lignes le développement de la gonimiospore chez les Lichens exempts de cortex ainsi qu'on peut l'observer dans les *Leptogium microphyllum, Lecanora calcarea, Lecidea isidiosa, Petractis clausa* et *Pertusaria communis*.

Cette transformation, objet principal des discussions sur la théorie de Schwendener, se fait d'une manière un peu différente pour chaque genre. Nous venons de voir comment elle s'effectue chez les Lichens sans cortex.

Chez les Lichens munis d'un cortex, l'évolution est un peu différente. Le granule thallin transforme d'abord la couche supérieure du granule en cellules corticales qui représentent l'hyphe gonidiogène et les gonidies procèdent des cellules de ce tissu plectenchymateux.

Le progonidiophyte de *Lecidea isidiosa* Anzi. (fig. 14).

Les gonimies (1) vertes gloeocapsoïdes sont entourées d'une gélatine violette, dans laquelle pénètre l'hyphe sporogène (2). Après mixtion les gynogonimiospores qui en résultent sont libérées par résorption du mucilage (3) et l'évolution va vers le granule thallin (3-14).

Source : MNHN, Paris

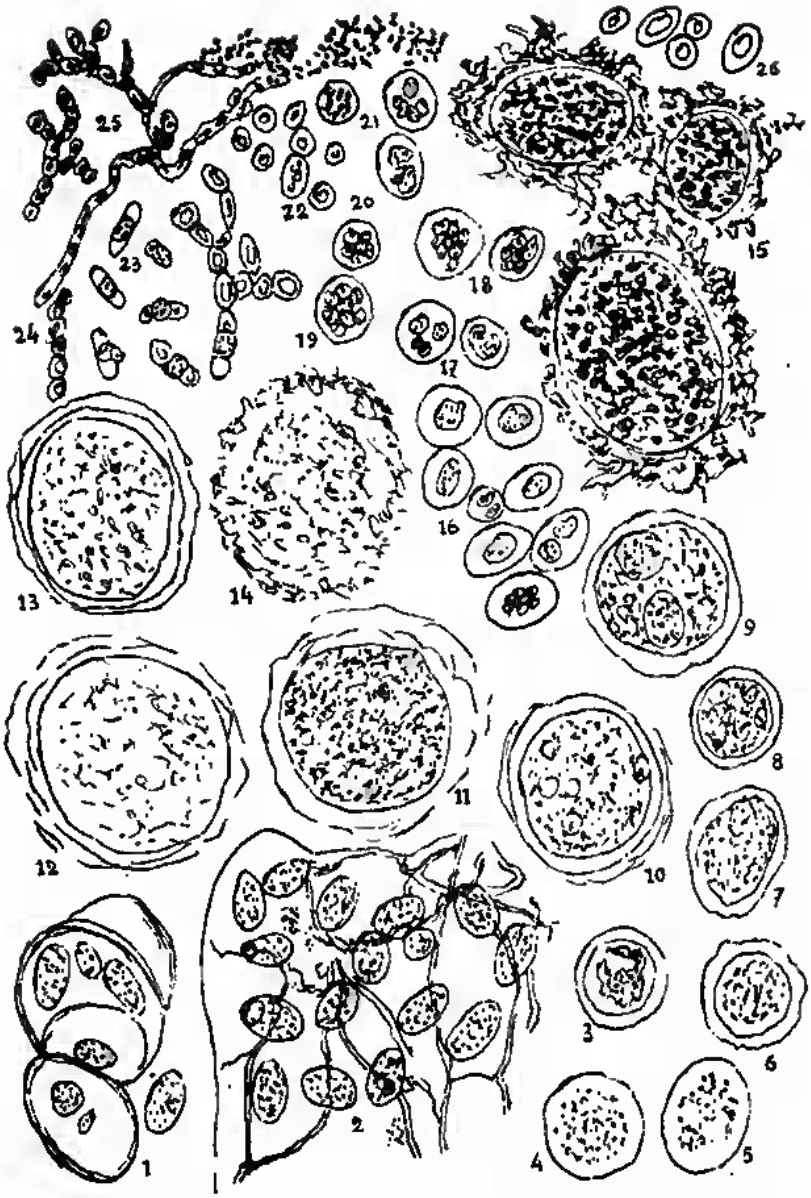


Fig. 14. — Le Progonidiophyte du *Lecidea isidiosa Anzi.*

1. Gonimies gloeocapsoïdes. × 500.
2. Mixtion sporogène. × 500.
3-14. Evolution des cellules sorties du gonimiophyte après leur mixtion avec l'hyphe sporogène. × 500.
14. Jeune granule thallin. × 370.
15. Trois granules thallins entourés de leur hyphe gonidiogène. × 220.
16. Cellules vertes de l'intérieur du granule thallin. × 500.
17-23. Leur évolution en hyphe gonidiogène. × 500.
24-25. Hyphe gonidiogène et progonidies. × 650.
26. Gonidies. × 1000.

Source : MNHN, Paris

Dans le jeune granule thallin, les cellules vertes qu'il contient se transforment en hyphe gonidiogène qui en forme le cortex (15-16). La transformation des cellules vertes (17) de l'intérieur du granule thallin en hyphe gonidiogène se fait d'abord par la multiplication des cellules-filles dans les cellules-mères (17-22). Puis les cellules-filles s'allongent et tout en perdant petit à petit leur couleur verte, prennent forme d'hyphe (23-25) hyaline. De cette hyphe gonidiogène procèdent les progonidies et les gonidies (25-26).

Source : MNHN, Paris

2. Le Gonidiophyte (deux morphodes).

a) La Gonidie, morphode femelle.

> Si les gonidies des Lichens diffèrent souvent des Algues, non pas essentiellement sans doute, mais par certains caractères ou plutôt par certaines altérations qu'on suppose produites par un long travail d'adaptation, si, en outre, les gonidies se transmettent d'individu à individu, aussi bien dans la reproduction par spores que dans le bouturage par sorédies, je me demande de quelle manière les gonidies *propres* apparaissent dans le nouvel individu produit par spores. Elles ne sont pas certainement prises au dehors, comme il résulte du fait que plusieurs formes de gonidies ne sont pas connues pour appartenir à des Algues et n'ont jamais été rencontrées à l'état libre ; par conséquent elles sont produites dans, ou par le jeune lichen. Il n'y a pas moyen de sortir de là.
>
> HARMAND, 1894.

Le thalle est formé par le progonidiophyte et le gonidiophyte. J'ai traité le progonidiophyte séparément, mais pour démontrer l'évolution de la gonidie à partir de l'hyphe gonidiogène, le grand point sur lequel je ne suis pas d'accord avec SCHWENDENER, je préfère reprendre la formation de la gonidie à partir de l'hyphe gonidiogène, et non seulement à partir de la gonidiospore. Cette évolution formant une transformation continue, il est préférable de la présenter d'un seul trait, quoique séparée par la gonidiospore du contenu de laquelle sortira la gonidie, tandis que la membrane donne naissance à l'hyphe, le progamétoplaste.

Alors que dans les générations précédentes nous avons vu le gynophyte de la génération suivante procéder d'une cellule du gynophyte après mixtion avec l'hyphoplaste, et l'hyphoplaste lui-même d'une cellule du gynophyte sans mixtion préalable, nous voyons dans le gonidiophyte se former, après mixtion, la gonidiospore qui à elle seule formera et gonidie et hyphoplaste (le progamétoplaste).

Cette formation de la gonidie par le Lichen même étant le point essentiel de la contradiction avec la théorie de SCHWENDENER j'y insisterai un peu plus en détail.

Les fig. 15 à 17 donnent les stades principaux de la formation des gonidies de l'hyphe gonidiogène pour les espèces avec et sans cortex. Ces dessins sont la première et modeste réalisation du désir qu'exprimait KREMPELHUBER en 1875, lorsqu'il écrivait : « Il a été démontré

Source : MNHN, Paris

par les recherches de CROMBIE [78], NYLANDER et Th. FRIES, que les gonidies sont réellement produites par le Lichen et qu'elles n'y sont pas amenées du dehors. Afin d'achever de persuader les botanistes-physiologistes du manque de fondement de l'hypothèse de SCHWENDENER, il serait à souhaiter que leurs travaux soient illustrés par des dessins. Il faut chercher la solution de la question dans la démonstration sûre et impeccable de la production des gonidies par les Lichens mêmes, mais non dans la preuve de l'identité des gonidies avec certaines cellules considérées jusqu'à présent comme de vraies algues. Je ne doute pas que cette preuve décisive ne soit bientôt faite de manière absolue, même pour ceux qui n'admettent pas encore les résultats des récentes recherches de NYLANDER, Th. FRIES et CROMBIE. Les résultats, en particulier ceux de BORNET, obtenus jusqu'à présent par les recherches microscopiques des partisans de l'hypothèse, trouveront alors une interprétation toute différente de celle que leurs auteurs leur ont donnée ».

S'il a fallu soixante-quinze ans pour y arriver, je souhaiterais ne pas devoir attendre aussi longtemps pour que d'autres fassent mieux que moi.

J'ai choisi l'*Acarospora* (*Biatorella*) *cinerea*, comme premier exemple, parce que c'est sur cette espèce que SCHWENDENER [233] en 1886 a cru pouvoir constater le dépérissement des gonidies en contact avec l'hyphe, ce qui lui a suggéré la première idée de sa théorie. Il dit textuellement [276] « *Sporastatia Morio* (= *Biotorella cinerea* (Schaer) Th. Fr.) est le lichen chez lequel j'ai découvert pour la première fois le dépérissement (des gonidies). Je fus surpris de voir que lorsqu'on écrasait du cortex chauffé dans de la potasse, il apparaissait parfois des cellules en masses cellulosiques (il y en avait qui paraissaient complètement solides) relativement grandes, ovales, souvent pliées, qui comme certaines gonidies, étaient en relation avec les hyphes. La coloration bleue, produite par la solution d'iode en iodure de potasse, renforça ma supposition qu'il pourrait s'agir de gonidies dépérissantes et les transitions observées plus tard (la disparition lente du contenu) ainsi que le comportement identique de nombreux autres lichens, mettaient l'affaire hors de doute ».

Ces observations de SCHWENDENER sont, ainsi que nous allons le voir, exactes ; mais l'erreur qu'il fait et sur laquelle il base toute son hypothèse, c'est de croire que ces cellules qui, après un traitement à la potasse, se colorent par l'iode en bleu, sont des membranes vides de gonidies mortes. Dans la description de sa méthode [274] il part de l'avis tout arbitraire que le dépérissement du cortex avance de l'extérieur vers l'intérieur (alors que c'est juste le contraire, sinon pour le dépérissement, du moins pour la transformation des cellules du cortex en gonidies, ce qui lui avait semblé être leur mort) jusqu'à disparition de ces cellules par transformation en gonidies.

La réaction qu'il indique comme étant celle des cellules mortes des gonidies est bien la réaction typique des progonidies et des goni-

Source : MNHN, Paris

dies auxiliaires dans lesquelles il se forme de l'hémicellulose (mannane et glycogène) qui donne cette réaction avec l'iode.

La genèse des gonidies dans ce lichen est la suivante (fig. 15). Certaines des cellules du cortex (1), de préférence des cellules terminales, s'agrandissent (2) (3) et deviennent de plus en plus globuleuses, et leur contenu devient de plus en plus hyalin. Par la suite ces cellules restent ou non en connexe avec les cellules du cortex, desquelles elles

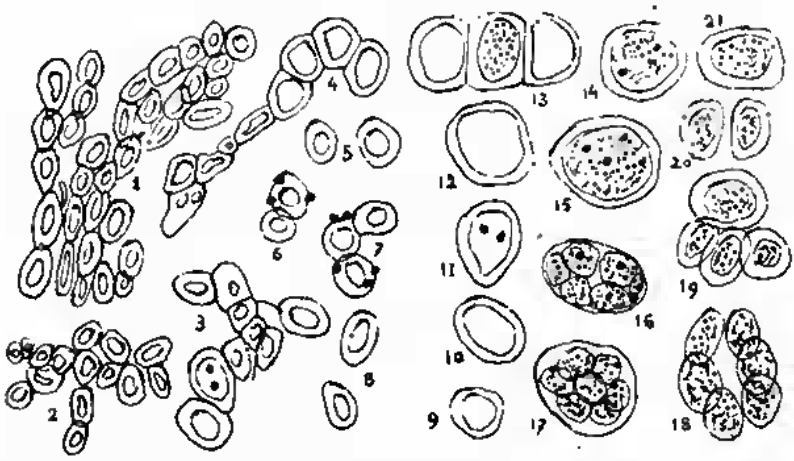


Fig. 15. — Formation des gonidies du *Biatorella cinerea* (Schaer) Th. Fr. × 750.

se sont formées (4) (5). Puis on voit des ormodies (coloration par du Soudan III) se fixer sur la membrane des progonidies (6) (7). Celles-ci continuent à s'agrandir (8) (9) et lorsqu'elles ont environ 3 à 4 fois le diamètre des cellules normales de l'hyphe du cortex on voit apparaître dans leur plasme hyalin des granules mobiles un peu plus réfringeants qui ont le même aspect, la taille et le mouvement des ormodies et que l'on trouve en grand nombre entre les hyphes.

A l'intérieur de la progonidie ces granules augmentent de taille (11), se colorant graduellement en vert (14). Autour de chacun des noyaux il se forme une membrane (15) et tout le contenu devient verdâtre. Les membranes des cellules internes se dessinent plus nettement (17), le contenu prend une teinte verte plus intense et nous avons finalement une cellule contenant 6 à 8 cellules-filles (18). La membrane extérieure est complètement résorbée et les gonidies (21) se trouvent libres dans la couche gonidiale entre cortex et médulle.

Chez le *Gyrophora Ruebeliana Frey* (fig. 16) la formation de la première cellule, la progonidie, qui donnera ensuite naissance aux gonidies est un peu différente. Dans cette espèce, plusieurs cellules du cortex se groupent (1), et pendant que les membranes à l'intérieur de ces groupes sont résorbées, il se forme à l'extérieur une membrane commune (3) (5). Le plasme des cellules groupées se fond en un plasme commun homogène (4) (11). Les ormodies se fixent sur la

Source : MNHN, Paris

nouvelle cellule et les corpuscules mobiles apparaissent à l'intérieur (11). Autour de chaque corpuscule il se forme une membrane (12) et l'évolution se fait ensuite comme pour le *Biatorella*.

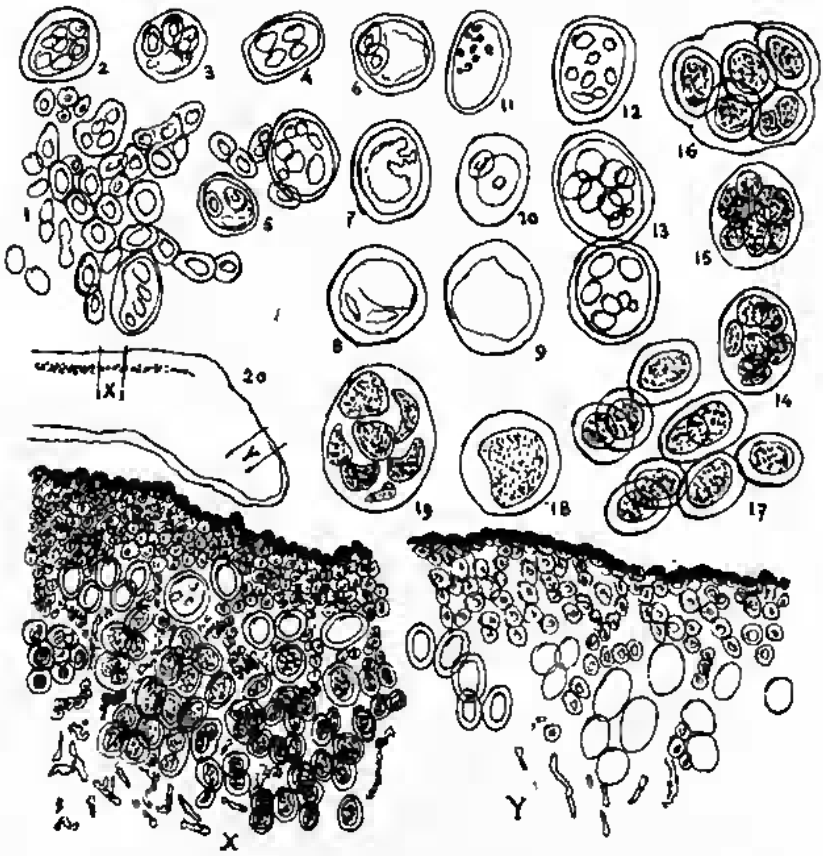


Fig. 16. — Formation des gonidies du *Gyrophora Ruebeliana* Frey.
1-19. Evolution de l'hyphe gonidiogène en gonidies. × 700.
20. Coupe par le bord du thalle du *Gyrophora*. × 60.
X. Coupe à la place X de la fig. 20. × 250.
Y. Coupe à la place Y de la fig. 20. × 250.

Dans cette espèce, ainsi qu'en général chez les *Gyrophora*, on peut facilement se rendre compte que les grandes cellules ovales que SCHWENDENER considérait comme membranes vides de gonidies sont déjà présentes au bord du thalle où il n'y a encore eu aucune formation de gonidies, et que, par conséquent, elles ne peuvent pas procéder de celles-ci. Dans (20) est reproduite une coupe verticale à travers le bord extrême du thalle à faible grossissement. En y une partie de la zone des progonidies correspondant à la place y du dessin (20), est donnée à plus fort grossissement. On y voit à une bonne distance de la zone des gonidies toute une série de grandes cellules hyalines, des progoni-

Source : MNHN, Paris

dies. En x est reproduite à plus fort grossissement une coupe correspondant à la place x du dessin (*20*). Tel qu'on peut le voir, les progonidies sont situées entre la couche extérieure du cortex — c'est-à-dire l'hyphe gonidiogène —, et la couche gonidiale, alors que d'après la théorie de SCHWENDENER, il s'agissait de membranes vides de gonidies pénétrées de l'extérieur dans le thalle et sucées par l'hyphe. Elles devraient logiquement se trouver au dessous de la couche gonidiale.

ELFVING 1934 [96] constate les mêmes faits chez le *Sticfina scrobiculata*. De même il constate 1931 [95] que l'on peut trouver dans les *Cladonia* à toute saison du matériel dans lequel on peut suivre la formation des gonidies, mais les stades recherchés se trouvent essentiellement au printemps et en été. Il constate la même chose dans le *Xanthoria*. On ne peut pas observer de périodicité stricte, mais l'évolution suit, grosso modo, le même rythme que dans les autres plantes, ce qui correspond aussi avec les indications de PAULSON et HASTINGS 1920 [248] que les lichens poussent le plus fortement pendant les mois d'été. Il a constaté le plus fort développement 1935 [97] du *Peltigera polydactyla* pendant le mois de mai. A cette occasion il fait remarquer la nécessité de fixer immédiatement le matériel et non seulement de le conserver sec, car dans le thalle sec supposé au repos le développement continue. Je ne puis que confirmer sa remarque.

Les coupes, d'après lesquelles la fig. 16, spécialement (20) et X et Y ont été dessinées, ont été faites en mars sur du matériel recueilli en août et simplement conservé à sec dans l'herbier. Lorsque trois ans plus tard, j'ai reexaminé le même matériel, dans lequel à ma première étude j'avais trouvé dans chaque exemplaire les grandes cellules hyalines, dans une zone de bord distincte, assez large, indubitablement libre de gonidies, je n'ai plus trouvé un seul thalle dans cet état. Dans tous les échantillons la zone gonidiale allait en son épaisseur normale jusqu'à la dernière limite du bord. Dans les thalles secs, conservés dans l'obscurité, l'évolution a donc continué et les progonidies ont continué à évoluer en gonidies vertes, de sorte que je n'y ai plus trouvé que des progonidies très espacées. Pour un champignon parasite sur une algue, les conditions auraient dû être favorables au champignon et l'on aurait dû s'attendre à trouver spécialement nombreuses les gonidies vidées par le champignon. Au lieu de cela les « membranes vides » avaient presque complètement disparu et étaient transformées en gonidies bien vertes.

Les manières de production des gonidies par l'hyphe gonidiogène que nous avons examinées jusqu'à présent sont de formation exogène. Dans d'autres lichens, les *Peltigera*, *Solorina*, *Endocarpon*, etc... les gonidies se forment de façon endogène dans les cellules du plectenchyme, où elles se multiplient jusqu'à ce que la cellule-mère en soit complètement remplie. La membrane de la cellule mère est ensuite résorbée ou se transforme en hyphe médullaire (le progamétoplaste), libérant ainsi les gonidies. La fig. 17 montre cette évolution chez le *Solorina bispora* Nyl. En (1) est figurée une coupe à travers le cortex,

Source : MNHN, Paris

la couche gonidiale et le début de la médulle. Les ormodies se sont fixées sur les cellules de la surface du cortex. Dans la partie supérieure du cortex nous voyons quelques cellules contenant une ou quelques gonidies. Plus bas les cellules individuelles sont difficiles à suivre et un traitement à la potasse avec léger écartement des cellules par douce pression est nécessaire. On obtient de cette façon, aussi pour les cellules plus avancées en leur développement des images claires, telles qu'elles sont figurées en (3) à (9).

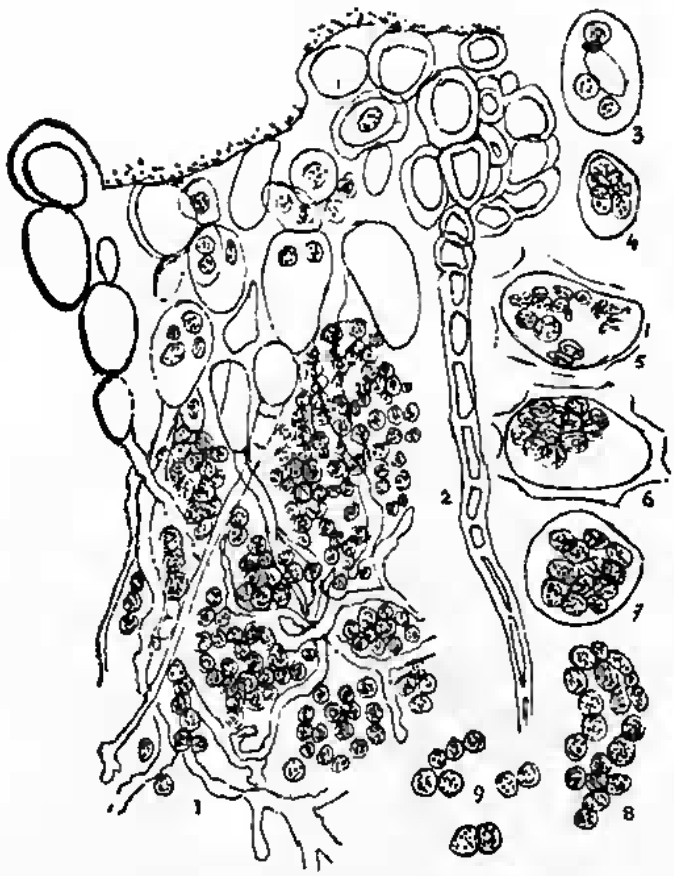


Fig. 17. — Formation des gonidies du *Solorina bispora Nyl.*

1. Coupe par le thalle du *Solorina*. × 675.
2. Formation d'hyphe médullaire de la membrane d'une cellule gonidiogène. × 675.
3-7. Evolution des gonidies dans les gonidiospores. × 675.
8-9. Gonidies hors de la gonidiospore. × 675.

Dans la coupe (1), nous pouvons également constater en (2) que l'hyphe de la médulle se forme de la membrane des cellules-mère des gonidies.

TULASNE 1852 [318] a déjà décrit cette formation des gonidies

Source : MNHN, Paris

pour un autre *Solorina*, il dit : Le thalle du *Solorina saccata* possède à sa surface une couche de grandes cellules irrégulièrement arrondies à parois d'épaisseur très irrégulière ; ces cellules sont toutes complètement soudées entre elles. Immédiatement sous cette espèce d'écorce transparente et presqu'incolore s'étale un tissu très dense à cellules polygonales plus petites, à membrane mince et presque transparente. Dans ces cellules se forment des granules ovoïdales de couleur vert clair de 4 à 6 μ de diamètre. Ils sont moins solides que ceux qui se forment dans la couche gonimique du *Peltigera* et du *Nephroma*. Ces granules se trouvent libres dans leurs cellules-mères et sortent de celles-ci à la moindre pression ; je les ai aussi souvent vus réunis en forme de boule triangulaire, ce qui démontre leur façon de multiplication, fait qui n'avait pas échappé à l'observation de Bayrhoffer 1851 [31]. D'après Nylander (Acloque 1893 [2]) les gonidies réunies en une couche sous le cortex se forment, et sont d'abord réunies dans les cellules du cortex, desquelles elles sont petit à petit libérées, par la croissance de la couche corticale.

Les grosses cellules que Warèn 1921 [332] a observées dans ses cultures d'hyphes du *Physcia ciliaris* (L.) doivent certainement être des progonidies auxquelles il ne manque que la mixtion avec les ormodies pour se transformer en gonidies.

Fonction des gonidies comme cellules auxiliaires.

Le mycelium issu de la germination des pycnoconidies (androspores) ou des thécaspores (gynospores) des Lichens ne produit en culture pure que des conidies comme cellules de propagation. Jamais on n'est arrivé dans ce genre de culture à la production d'apothécies avec des thèques et spores. La formation de celles-ci n'est obtenue que lorsqu'on y cultive simultanément des gonidies ou homogonidies des Lichens dont sont issus les myceliums.

Il faut conclure de ces faits qu'il existe une relation entre la formation des apothécies et la présence des gonidies ; sans la présence de celles-ci il y a bien formation de pycnides avec des conidies, mais jamais d'apothécies avec spores.

Or le développement des pycnides et des apothécies est absolument semblable au début (Krabbe [184] ; Darbishire [86]) jusqu'au moment de l'apparition de l'ascogone. A partir de ce moment le jeune organe est nettement caractérisé comme future apothécie.

C'est donc au moment de la formation de l'ascogone que l'influence des gonidies doit intervenir. Les faits que nous allons exposer confirment cette conclusion.

Je démontrerai à la suite de recherches sur deux Lichens, le *Physma polyanthes* (Bernb.) Arn., avec gonidies nostocoïdes et le *Caloplaca elegans* var. *caespitosa* Müll. avec gonidies pleurococcoïdes, comment les gonidies prennent les fonctions de cellules auxiliaires. Je regrette

Source : MNHN, Paris

d'avoir dû recourir pour cette démonstration à des lichens relativement rares ; j'eus préféré pouvoir choisir un cosmopolite comme le *Xanthoria parietina* ou autre. Mais le choix de ces deux lichens se justifie par les grands avantages qu'ils présentent : grandes gonidies, tissu du thalle très lâche, permettant de suivre les filaments de l'hyphe, grandes ormodies etc...

Les coupes pour les préparations ont été faites à main libre sur le thalle mouillé. Ces coupes ont été colorées avec une solution de Soudan III et de Bleu de coton dans de l'acide lactique (Guégen, *Bull. Soc. Mycol. de France*, 1906, t. 92 [224]. Pour préparer cette solution colorante on fait d'une part une solution saturée de Soudan III dans de l'acide lactique (env. 90 p. 100), d'autre part une solution de bleu de coton dans le même acide. On laisse pendant quelques jours au repos et on décante les deux solutions. Ensuite on ajoute par gouttes de la solution bleue à la solution de Soudan, jusqu'à ce que l'on obtienne une solution couleur lie de vin. Il faut éviter d'y mettre trop de bleu ; dans ce cas la coloration par le bleu deviendrait trop intense et couvrirait les détails. Lorsque le mélange est fait dans de bonnes proportions le plasme de l'hyphe gonidiogène et des progonidies se colore en rose, les ormodies en bleu (par le Soudan seul en rouge-orange), l'hyphe en bleu clair, l'hypoascogone et l'ascogone en bleu foncé, les gonidies nostocoïdes en bleu, avec granules en bleu foncé, de même que les hétérocystes. Les gonidies pleurococcoïdes du *Caloplaca* ne se colorent qu'en bleu clair, les stades intermédiaires des progonidies aux gonidies en bleu un peu plus foncé et les gouttes d'huile dans les deux en orange.

Pour ces recherches j'ai employé comme matériel : pour le *Physma* le Lichen N° 43 des « Lichens de Lorraine » de Harmand, le *Collema myriococcum* Ach. = *Physma polyanthes* (Bernh.) Arn. Les exemplaires du *Caloplaca* que j'ai récoltés moi-même figurent dans les « Kryptogamae Germaniae excicatae » de Migula sous le N° 229 et la désignation *Caloplaca elegans* var. *caespitosa* Müll.

Physma polyanthes (Bernh.) Arn.

Je vais d'abord exposer le développement du *Physma polyanthes* (= *Physma compactum* Kbr.) qui offre certaines particularités, grâce auxquelles on comprendra mieux celui du *Caloplaca*.

Pour la compréhension des faits à démontrer il est nécessaire de remonter à la genèse des gonidies dans le thalle. Dans une coupe verticale à travers une jeune partie du thalle du *Physma polyanthes* (Fig. 20) on distingue à la surface une couche formée de cellules d'un jaune brunâtre. Ces cellules contiennent des filaments nostocoïdes dans une gaine gélatineuse. Vers l'intérieur du thalle la gaine de ces cellules est de moins en moins colorée, pour devenir finalement incolore. En même temps elle se résorbe petit à petit jusqu'à disparaître complètement, de façon à laisser les gonidies nostocoïdes complètement libres entre les hyphes du thalle.

Source : MNHN, Paris

Ces cellules ne forment donc pas un cortex bien limité : cependant pour les distinguer des autres cellules je les désignerai comme couche corticale.

Dans les coupes de ce genre on ne peut guère constater autre chose, tout au plus, lorsqu'elles sont colorées trouve-t'on par ci, par là à la surface une de ces cellules à paroi épaisse d'un jaune-brun qui contient, comme les autres, des cellules nostocoïdes colorées en rose au lieu de bleu. Dans des préparations obtenues par raclage de la surface du thalle on peut, après coloration, suivre facilement la genèse des gonidies. On y trouve parfois toute l'évolution réunie dans le champ visuel du microscope.

Comme premier stade des « *Nostoc* », on trouve des cellules à grosse paroi d'un jaune brun, dont le contenu se colore en rose par le Soudan. Si le mélange colorant contient trop de bleu de coton ces cellules se colorent également en bleu. C'est l'hyphe gonidiogène ; les cellules qu'elle renferme ressemblent beaucoup, comme forme, aux « *Nostoc* » dont elles sont génératrices, mais elles ne contiennent pas de cyanophylle.

Dans les plus jeunes de ces cellules on ne trouve qu'un contenu globuleux simple. Par suite de scissions répétées ce contenu prend une forme nostocoïde. La gaine de la cellule-mère participe d'une façon plus ou moins visible à ces scissions, de sorte qu'il en résulte des filaments nostocoïdes dans lesquels chaque cellule est entourée d'une grosse membrane gélatineuse. Ensuite le contenu s'accroît au dépend de la membrane gélatineuse dont il occupe finalement le volume total. A ce moment, où le contenu de la cellule devenue progonidie arrive directement jusqu'à la membrane externe, on voit pénétrer à l'intérieur de ces progonidies des petites granules collées à la surface des cellules.

Sur toutes les coupes on voit ces granules (env. 1 μ) adhérents à la surface de la couche corticale. Ce sont des ormodies (1).

On les trouve soit isolées, soit en groupes dans une masse mucilagineuse. Avec du Soudan seul ces granules se colorent en rouge-orange. Par un mélange de Soudan et de bleu de coton, ou par ce dernier seul, elles se colorent en bleu, la faculté d'absorption pour ce dernier colorant étant beaucoup plus grande.

Les ormodies procèdent de cellules brunes toruleuses qu'on trouve en grande quantité à la surface du thalle et qui proviennent des spores-pollen de l'ormodiophyte.

Au moment où le plasme des progonidies arrive jusqu'à la membrane extérieure, leur faculté d'absorption pour les colorants est extrêment faible. Ni le contenu, ni la membrane ne sont colorés en rose ou en bleu pas plus que par d'autres colorants. Seules les ormodies apparaissent nettement en bleu dans le contenu incolore, entouré de la membrane jaunâtre.

(1) Du grec ormaô, je mets en mouvement. Leur pénétration dans le plasme de la progonidie met en marche le développement de celle-ci en gonidie.

Source : MNHN, Paris

Après la pénétration des ormodies dans la cellule, le plasme se contracte de nouveau et se teinte par le mélange colorant, d'abord en bleu clair, qui sera d'autant plus foncé que l'évolution vers le « *Nostoc* » sera plus avancée. On voit enfin le filament nostocoïde, plus ou moins dans sa forme définitive dans une membrane encore bien distincte, mais incolore. Celle-ci se résorbe petit à petit, de sorte que le « *Nostoc* » se trouve à nu dans le tissu des hyphes du thalle.

Les gonidies se forment donc du plasme de l'hyphe gonidiogène, resp. des progonidies après mixtion avec les ormodies. L'hyphe de la médulle, par contre se forme de la membrane de ces mêmes cellules. Dans le *Physma* cette transformation est moins facile à suivre que dans d'autres espèces. SCHWENDENER lui-même, ainsi que d'autres, l'ont observée, mais tous ont interprété cette transformation dans le sens inverse. En effet, sur la base de la théorie de SCHWENDENER, une autre interprétation est impossible.

Fig. 18. — Transformation de l'enveloppe des gonidiospores en hyphe chez le *Physma polyanthes*. × 800.

A ce sujet, je ne cite que les travaux de STRATO [297] sur la relation des cellules corticales avec l'hyphe médulaire dans le *Peltigera canina*. Dans ses cultures de fragments de thalles, il a fait toutes les constatations qui auraient dû le mener à la conclusion que l'hyphe de la médule procède des cellules corticales (hyphe gonidiogène). Ainsi il écrit : « Les parties régénérées des cellules corticales ne ressemblent naturellement (pourquoi « naturellement » ?) pas aux cellules originales : *celles-ci se transforment par contre en hyphes plus minces, qui, fait curieux, ne montrent plus aucune tendance à former du pseudoparenchyme cortical ; elles continuent à ressembler à des hyphes médulaires bien caractérisées* ». On ne pourrait guère s'exprimer différemment si l'on voulait décrire la formation des hyphes procédant des cellules corticales. Puis il ajoute : « Lors de la culture de coupes du thalle, les lobes formaient immédiatement une médulle normale, il est vrai que celle-ci se formait en partie majeure *non des hyphes coupées, mais de la couche gonidiale* ». C'est précisément à cet endroit que l'hyphe médullaire procède des membranes des gonidiospores. Malgré

Source : MNHN, Paris

ces constatations *Strato* est persuadé que la couche corticale est formée par les hyphes médullaires. Pour le *Collema pulposum* FIORINI-MAZZANTI [105] a constaté que les hyphes et l'hyménium sont formés de la gaine des Nostoc, donc comme pour le *Physma*.

Cette transformation de l'enveloppe des *Nostoc* en hyphes s'observe le mieux dans des préparations obtenues par grattage de la surface du thalle et après coloration intense avec du bleu de coton. On voit alors, surtout dans la zone entre la couche corticale et le thalle, c'est-à-dire là où les gaines des cellules corticales nostocoïdes ont presque entièrement perdu leur couleur, des états correspondant à la fig. 18. Dans cette figure les gonidies nostocoïdes n'ont été dessinées que dans la partie de gauche. Dans la partie droite, elles ne sont pas dessinées pour montrer plus nettement la transformation de la membrane des gaines en hyphe. Il est impossible de reproduire en noir ce que montre très clairement les préparations colorées. Toutefois, l'interprétation de cette transformation chez cette espèce reste difficile et n'atteint pas la netteté qu'on trouve par exemple dans le *Solorina*. Ce qui trouble l'interprétation c'est d'une part le fait que les hyphes anastomisent dès avant leur formation, d'autre part que des hyphes bien développées poussent des parties plus profondes du thalle, vers la surface et viennent déjà s'unir avec des hétérocystes de Nostoc incomplètement formés.

Voyons maintenant quelles sont les relations entre les hyphes de la médulle et les gonidies, comment les « gonidies esclaves » sont sucées par leur « maître champignon ». Dans les dessins que STAHL [290] donne de coupes à travers de jeunes apothécies on est frappé des nombreuses connections de l'hyphe avec les hétérocystes des *Nostoc* dans l'entourage immédiat des primordies des apothécies. Les dessins de BORNET [52] concernant les jeunes apothécies de l'*Arnoldia minutula* montrent le même phénomène et les dessins de BORZI [57] planche IV, fig. 18 et 24, laissent supposer l'existence de fusions semblables.

D'après STAHL [290] le développement des fructifications du *Physma* est brièvement le suivant : Ce lichen se distingue nettement des autres qu'il décrit par les relations des hyphes avec les gonidies. Alors que dans les *Collema, Leptogium* etc... les hyphes ne sont jamais en connexe avec une cellule des *Nostoc* (1), dans le *Physma* les branches des hyphes se collent non seulement à certaines cellules des chapelets de *Nostoc,* mais pénètrent aussi dans l'intérieur de celles-ci, ce que BORNET a démontré pour la première fois.

Les primordies des apothécies, les carpogones, naissent isolément

(1) Pour le *Collema pulposum*, je puis confirmer cette observation. Il faut faire toute réserve quant aux indications de SCHWENDENER [29] qui prétend avoir vu des connections dans le *Collema auriculatum* et *C. pulposum* : d'autant plus qu'il n'a pas pu les infirmer. Chez ce lichen le contenu des hétérocystes diffuse simplement dans le mucilage du thalle, d'où il est ensuite absorbé par les hyphes de l'hypoascogone. Dans l'entourage des ascogones on trouve en effet la plus grande partie des cellules gonidiales (environ 2/3 sous forme de membranes vides, provenant des hétérocystes. Autour des hypoascogones par contre on ne trouve qu'une très petite partie env. 1/6 des gonidies sous forme de membranes vides. Dans les toutes jeunes parties du thalle le nombre des hétérocystes est presque nul (fig. 19).

Source : MNHN, Paris

des hyphes ordinaires du thalle, mais chez ce lichen on ne trouve jamais entre les jeunes apothécies, comme chez le *Collema*, de jeunes ascogones non enveloppés. Dans cette espèce, les spermogonies se transforment en apothécies, c'est-à-dire que les mêmes péricarpes qui contiennent d'abord des stérigmes sectionnant des spermaties, se remplissent par la suite de paraphyses et de thèques.

Les jeunes spermogonies se présentent sous forme de complexes allongés, formés de filaments hyphiques, dans lesquels on distingue bientôt deux parties. Dans l'inférieure, peloton ovoïde, formé de filaments entrelacés, il se forme les stérigmes ; la supérieure, tractus allant à la surface du thalle, est composée d'hyphes plus épaisses et parallèles qui formeront le canal d'évacuation du spermogonium.

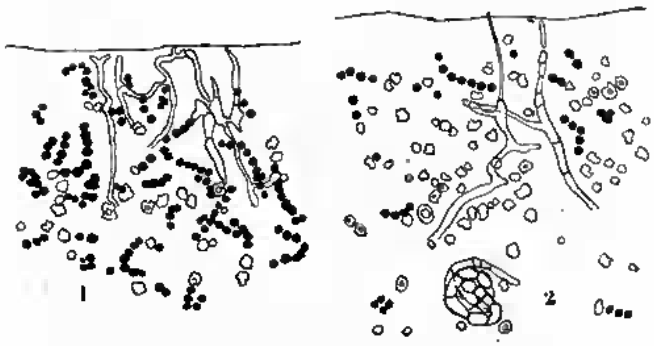


Fig. 19. — Hétérocystes et formation des ascogones dans le *Collema pulposum*. × 750.

Dans les stades plus avancés on voit surgir du peloton des hyphes lâches qui forment la base de la fructification, plusieurs filaments d'une épaisseur régulière qui vont percer la surface du thalle près de l'ouverture du spermogonium. Ce sont les trichogynes. Il n'a pas pu trouver la toute première ébauche du carpogone.

Les carpogones nus du *Collema* ne s'entourent qu'après leur fécondation d'un tissu de filaments, desquels sortiront l'excipulum et l'hypothécium. Dans le *Physma* par contre, ces dernières parties sont déjà existantes comme excipulum du spermogonium, avant que le carpogone ne soit complètement développé. C'est ainsi que l'on peut brièvement résumer le développement des fructifications du *Physma* d'après STAHL.

La fig. 20 représente une coupe à travers une jeune fructification, dans laquelle on n'a dessiné que les hyphes qui sont directement en relation avec le primordium. Elles ont été suivies le plus loin possible dans le thalle. On constate que *toutes* ces hyphes, qui se distinguent par leur plus grand diamètre et leur contenu plus riche (coloration bleu foncé), sont sans exception en fusion avec des hétérocystes dans les plus proches environs de la jeune fructification.

De cette hyphe qui, d'après la définition de LINDAU, est déjà à considérer comme ascogone, il part vers la surface du thalle des fila-

Source : MNHN, Paris

ments, les trichogynes. Je préfère m'en tenir à la définition de Borzi [57], d'après laquelle cette partie serait à désigner comme hypoascogone. Je réserverai la désignation d'ascogone aux grosses hyphes à cellules courtes, enroulées en spirales, qui procèdent de l'hypoascogone. La formation de l'ascogone n'est probablement pas la suite d'un acte de fécondation des trichogynes par les spermaties, mais peut-être la suite d'une mitose produite dans des anses.

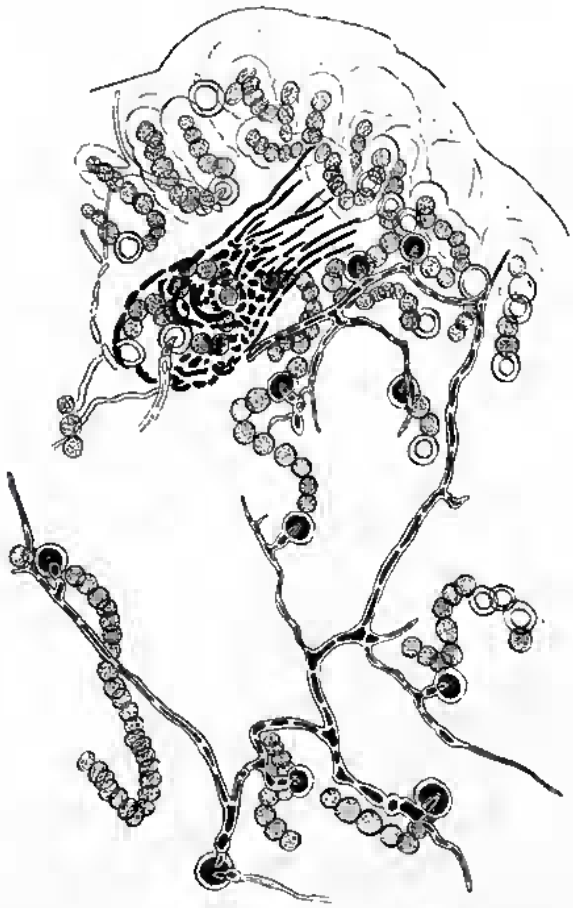


Fig. 20. — *Physma polyanthes*. Filaments d'un hypoascogone s'approchant d'un spermogoniom. × 650.

La cellule tige, la première ou seconde cellule avant la cellule suçoire, qui pénètre dans la cellule auxiliaire, est parfois reliée à *deux* cellules de l'hyphe. J'ai pu observer plusieurs fois la formation d'anses.

La fig. 20 représente un spermogonium très jeune ; le premier filament d'un hypoascogone en formation entre en contact avec la jeune spermogonie. J'ai suivi cet hypoascogone sur tout son dévelop-

Source : MNHN, Paris

pement pour montrer comment l'hyphe hypogyne se met en contact par des suçoirs avec toute une série de cellules auxiliaires (hétérocystes) pour se transformer ensuite en hypoascogone. Nous avons là l'origine de l'ascogone que STAHL n'avait pas trouvée.

Les qualités qui caractérisent l'hypoascogone ne se développent que lorsque le filament hypogyne s'est successivement ou simultanément uni avec une série d'hétérocystes.

Si on examine les parties environnantes de spermogonies plus développées, mais non en train de se transformer en apothécies, on est immédiatement frappé par le fait qu'il n'y a que de rares hétérocystes en fusion avec l'hyphe, pas plus que l'on n'en trouve en moyenne dans le thalle. Ces hyphes ne présentent ni l'épaisseur, ni le contenu riche en plasme qui caractérise l'hypoascogone ; elles ne sont pas reliées au spermogonium. BORNET [5] signale déjà cette différence pour l'*Arnoldia* et le Physma.

Les Hétérocystes.

Le rôle des hétérocystes était resté jusqu'à présent obscur (DE BARY 1863 [22], LOTSY 1907 [200], KOHL 1903 [48]) et le restera fatalement aussi longtemps que l'on considèrera le Noctoc comme une algue et les Lichens comme le produit d'une symbiose entre algue et champignon. En partant de cette hypothèse, on arrive forcément à la conclusion qu'une plante « attaquée par un champignon » produit régulièrement d'avance des cellules et des produits uniquement destinés à son parasite, et qui sont perdus si les « hélotes ne sont pas tenus en esclavage par leurs maîtres ». Ce serait là un fait unique dans la nature.

La question se présente tout différemment lorsqu'on veut bien reconnaître dans les gonidies et les hyphes les deux parties d'une seule et même plante, dans laquelle les gonidies peuvent jouer le rôle de cellules auxiliaires. Personne n'a jamais considéré chez les *Floridées* l'algue comme un maître qui aurait soumis un champignon (les filaments sporogènes) pour s'en servir comme « postillon d'amour ». Et pourtant une telle hypothèse ne serait qu'une analogie à celle de SCHWENDENER.

Si, on reconnait dans le *Nostoc* non une algue, mais la moitié d'un ensemble, dont l'hyphe serait la seconde partie, le but des hétérocystes et la destination de leur contenu deviennent évidents. Seule l'union des deux est capable de produire, par l'intermédiaire des hétérocystes comme cellules auxiliaires, des fructifications avec des ascospores. Toutes les transformations que subit l'hétérocyste apparaissent alors si éminement utiles qu'il est superflu d'y insister.

Il reste à examiner quel est le produit essentiel formé dans l'hétérocyste dont l'absorption par l'hyphe la transforme en hypoascogone. D'après les indications de KOHL, que je puis confirmer, le contenu des hétérocystes est souvent fortement teinté en brun par l'iode. D'après

Source : MNHN, Paris

ses explications, il faut supposer qu'il s'agit surtout de glycogène, de ce même corps qui joue un grand rôle comme substance nutritive dans l'évolution des spores à l'intérieur des thèques des Lichens. Kohl ne mentionne cette réaction que dans le texte p. 212, mais non dans le tableau résumant les diverses réactions p. 219. La raison en est sans doute que cette réaction ne se produit plus dans les hétérocystes d'un certain âge, lorsque le glycogène a disparu par diffusion ou décomposition.

Bornet 1873 [52], dans les chapelets de gonidies de l'*Arnoldia* (p. 47), fait une distinction entre les hétérocystes et de grandes cellules entourées d'une membrane épaisse qui est en liaison avec l'hyphe. Cette différenciation induit en erreur. Il n'appelle hétérocyste que la cellule terminale (p. 29) du chapelet, alors qu'il n'y a aucune raison de donner un autre nom aux cellules de même nature qui se trouvent au milieu du filament. Il considère comme De Bary [22] que la formation de l'hétérocyste est due à l'attaque de la cellule normale du Nostoc par l'hyphe, ce qui n'est pas le cas. Ce n'est pas l'hyphe qui provoque l'extraordinaire transformation des cellules, c'est au contraire la transformation des cellules en hétérocystes qui attire l'hyphe. Cette transformation se produit exactement de la même façon en absence de toute hyphe, dans le thalle du « *Nostoc* ».

Son observation sur l'hyphe qui n'est en liaison qu'avec des cellules gonflées, les hétérocystes, est exacte, mais non son affirmation que seules gonflent les cellules attaquées par l'hyphe. En réalité l'hyphe ne pénètre que dans les cellules gonflées ou en train de se transformer. Si nous suivons, en tenant compte de cette rectification, la description des transformations qui se produisent dans les cellules en connexion avec l'hyphe, nous voyons que leur contenu change d'aspect. Les parties colorantes se désagrègent en granules disséminés dans un liquide incolore, et se retirent vers le côté opposé à celui de l'attache de l'hyphe. Le contenu finit par disparaître complètement et il ne reste que la membrane vide. Schwendener [274] donne une description de ces changements pour les *Collémacées*.

Le développement des hétérocystes est exactement le même dans le thalle d'un Nostoc et dans le thalle d'un Lichen à gonidies nostocoïdes. Dans le premier leur contenu se perd, tandis que dans le thalle du Lichen, il est assimilé par l'hyphe qui se transforme en hypoascogone. Les réactions du plasme lors de la pénétration de l'hyphe dans l'hétérocyste rappellent celles dans les cellules auxiliaires des *Floridées* lors de la réunion avec des filaments sporogènes.

D'après mes constatations, la pénétration de l'hyphe dans les hétérocystes se produit habituellement non lorsque la transformation est plus ou moins complète, mais dès qu'un commencement de transformation se manifeste. Dès la formation des tampons une attraction chimique par le glycogène s'exerce sur l'hyphe. On trouve souvent des hétérocystes dans lesquels l'hyphe a pénétré et où on peut, par coloration, faire nettement apparaître les granules qui disparaissent plus tard.

Source : MNHN, Paris

Rien dans la façon dont s'unissent les parois des hyphes et des hétérocystes n'autorise à la considérer comme une manifestation de parasitisme. Bien au contraire, la fusion des deux parois rappellerait plutôt la formation d'un organe.

Le rôle des hétérocystes ressort des dessins de la planche 15, fig. 3 et 4 de BORNET 1873 [52] concernant l'*Arnoldia minutulata*. Dans la fig. 4 qui représente une coupe du thalle, les hyphes sont reliées avec les cellules du *Nostoc* qui ont le même aspect que les hétérocystes (grande taille et double contour), mais qui ont un contenu vert. Dans la fig. 3 par contre, montrant une coupe de l'apothécie et de son entourage toutes les hyphes sont reliées jusqu'à la hauteur du début des asques avec les hétérocystes et plus haut avec les cellules vertes du même genre que celles de la fig. 4. Ces cellules jouent donc deux rôles différents, les unes, vertes étant cellules nourricières, tandis que les vrais hétérocystes jouent le rôle de cellules auxiliaires.

Chez le *Physma chalazanum*, la gonidie n'a point de tégument visible au moment où le ramule de l'hyphe vient en contact avec elle. Le ramule se fixe d'abord sur une légère dilatation ; puis il émet un petit prolongement cylindrique qui s'enfonce dans la gonidie. En même temps, la gonidie grossit notablement et s'entoure d'une membrane très nette qui est interrompue seulement dans le point où pénètre l'hyphe.

Les changements qui se produisent dans les cellules contre lesquelles se sont appliquées les hyphes sont décrits en détail par BORNET. Dans l'*Arnoldia minutulata* on a remarqué indépendamment des hétérocystes, des articles beaucoup plus gros que les autres et entourés d'une membrane épaisse. A chacun de ces articles est fixé un court filament qui se relie au réseau filamenteux général. Sous son influence les articles grossissent beaucoup, s'entourent d'une membrane épaisse que n'ont jamais les articles ordinaires. Leur contenu change d'aspect, la matière colorante se sépare en grumeaux disséminés dans un fluide incolore et se rassemble vers le côté de la cellule opposé au point d'attache (comme dans la cellule auxiliaire chez les *Floridées*). Enfin, elle disparaît complètement et la gonidie, réduite à sa membrane, n'est plus qu'une cellule flétrie et morte. Cette membrane, comme celle des hétérocystes, se colore en bleu par les réactifs ordinaires de la cellulose.

Caloplaca elegans var. *caespitosa* Müll.

La couche corticale de ce Lichen est formée d'un plectenchyme particulier, dans lequel on ne distingue pas les membranes des cellules des hyphes. Il a l'aspect d'une masse cornée homogène, où sont réparties assez régulièrement des gouttelettes de plasme. L'épaisseur de ce cortex peut atteindre 5 à 10 couches de cellules (fig. 21). C'est l'hyphe gonidiogène. Ses gouttelettes de plasme gonflent et s'individualisent peu à peu en cellules par la formation d'une membrane épaisse autour de chaque protoplaste. Soit qu'elles conservent leurs

Source : MNHN, Paris

formes arrondies, qu'elles s'allongent, ou encore qu'elles prennent des formes plus ou moins anguleuses, elles se groupent en filaments courts et gros. De ceux-ci émanent finalement de grosses cellules rondes, les progonidies, d'une taille presque toujours supérieure à celle des gonidies.

La membrane des progonidies n'est pas colorée par le Soudan-Bleu coton ; leur contenu hyalin est teinté en rose comme le plasme de l'hyphe gonidiogène. Une comparaison des progonidies avec les figures que donne WARÉN [331] de cellules qu'il a cultivées de l'hyphe de *Physcia* montre nettement l'identité de ces cellules.

Dans ces grandes cellules on voit apparaître par la suite un ou plusieurs points oranges, dont l'origine remonte à des ormodies qui ont pénétré par la membrane dans le plasme des cellules. A partir de ce moment, le plasme qui est encore homogène, clair et incolore, se colore d'abord faiblement en bleu par le Bleu coton, puis de plus en plus intensément. Le contenu, dans le courant de son évolution, verdit et ne se colore plus par le Bleu de coton dilué. On y trouve en plus grande quantité les granules colorés en orange par le Soudan.

Les hyphes ormodiques qui se développent à la surface du thalle, procèdent de cellules toruleuses à membrane brune. Normalement elles sont composées de deux cellules et se multiplient par bipartition. Leur plasme est coloré en bleu par le mélange des deux colorants. La membrane brune de ces cellules se décolore au fur et à mesure qu'elles grossissent. Au moment de leur transformation en hyphe ormodique les cellules ne se scindent plus, mais leur plasme se divise plusieurs fois successivement, diminuant chaque fois le volume des cellules-filles jusqu'à ce qu'elles atteignent la dimension des ormodies qui, dans cette espèce, sont relativement grandes. On les trouve isolées ou par petites masses à la surface du thalle.

Dans une coupe du thalle à travers un primordium d'apothécie (fig. 21) on voit, dans sa partie inférieure, à son point d'origine, toute une série de grosses cellules roses groupées autour de l'hypoascogone. Elles sont hyalines à l'état non coloré, marquées dans le dessin par des hachures. Ce sont les gonidies auxiliaires, autour desquelles les hyphes hypogynes se serrent, sans toutefois pénétrer dans leur plasme. Leur contenu passe, probablement par diffusion, dans l'hyphe qui s'applique intimement, ou se soude à leur membrane. A la suite de cette supernutrition de l'hyphe hypogyne, elle devient riche en plasme, gonfle et se septe fortement, se transformant en hypoascogone.

Les gonidies auxiliaires ont exactement le même aspect que les progonidies ; je n'ai pas pu trouver de différence dans leur faculté d'absorption pour les colorants. Le fait que les restes de plasme qui persistent parfois dans les cellules auxiliaires, se colorent en rose comme le plasme des progonidies, pourrait faire supposer que dans cette espèce les progonidies fonctionnent directement comme cellules auxiliaires. Cela parait peu probable vu leur position dans le thalle, au dessous des gonidies (fig. 21), car les progonidies, d'après leur genè-

Source : MNHN, Paris

se se trouvent de préférence dans la partie supérieure de la zone gonidiale.

De plus il faut supposer que, comme pour les hétérocystes, il s'agit de gonidies transformées, car dans tout ce développement les

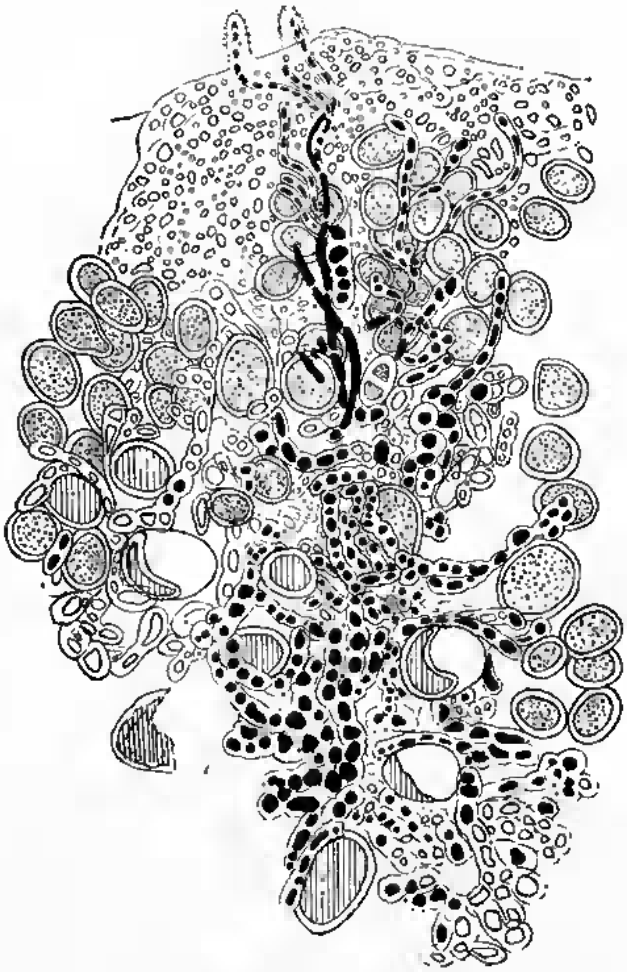


Fig. 21. — *Caloplaca caespitosa.* Coupe d'un primordium d'apothécie. × 670. Les gonidies auxiliaires (hachurées) sont toutes groupées autour de l'hypoascogone.

ormodies jouent un rôle primordial par l'impulsion qu'elles donnent à la formation de la gonidie. Or, dans les progonidies celles-ci ne sont pas entrées en fonction, de sorte que, si les progonidies pouvaient directement fonctionner comme cellules auxiliaires, les ormodies seraient éliminées de l'évolution. Cela mènerait à constater que l'hyphe à elle seule, sans les gonidies, peut produire des ascospores, ce qui en réalité n'est pas le cas. Il est donc d'une importance capitale d'exa-

Source : MNHN, Paris

miner si dans ce cas les progonidies peuvent jouer le rôle des gonidies auxiliaires, ou si ces dernières procèdent, comme les hétérocystes, des gonidies.

Dans aucun lichen examiné je n'ai pu observer de sectionnement de la progonidie entièrement développée, avant que des ormodies n'y aient pénétré ; la progonidie comme telle est incapable de se multiplier. Cette règle semble générale. Dans ce lichen je n'ai jamais vu de gonidie incolore se scinder. Après la pénétration des ormodies dans les progonidies, celles-ci se scindent normalement en six cellules filles qui restent quelque temps réunies dans la membrane de la cellule mère (fig. 22, 1-3). On pourrait donc établir la preuve que les cellules auxiliaires procèdent des gonidies et non des progonidies si l'on trouvait des gonidies encore entourées de la membrane mère, complètement ou partiellement transformées en cellules auxiliaires incolores.

Après de longues recherches j'ai réussi à trouver deux fois des gonidies mères à ce stade extrêmement rare. Des six gonidies filles encore entourées de la membrane de la gonidie mère, il y en avait dans l'un des cas deux, dans l'autre trois qui étaient transformées en gonidies auxiliaires. Les gonidies non transformées se coloraient avec le mélange colorant en bleu foncé, les gonidies transformées en rose clair (fig. 22, 10 et 11). Les gonidies roses sont marquées dans le dessin par des hachures, les vertes par du pointillé.

La genèse des *gonidies auxiliaires* une fois établie avec certitude, je m'étonnais qu'on ne pût pas constater la transformation par l'établissement de la succession des formes intermédiaires. La raison en est la grande transparence de ces cellules. Si en effet, on colore les préparations avec du Rouge Congo, toutes les formes intermédiaires sont faciles à trouver en grande quantité (fig. 22, 12-27). On peut alors constater que les gonidies à membrane mince, tout comme les hétérocystes des gonidies nostocoïdes, augmentent d'abord de volume. En même temps leur membrane s'épaissit, toujours marquée d'un contour simple (13-16). La taille maximum, double de la gonidie normale, une fois atteinte, on voit se détacher à la surface du plasme des petites gouttelettes ou granules verts. Simultanément la membrane se distingue mieux et on y reconnaît un contour externe et un contour interne. Les granules à la surface du plasme augmentent en nombre et sont animés d'un fort mouvement brownien (17-21). C'est probablement par leur intermédiaire que se fait la transformation du plasme en un produit cellulosique déposé dans la membrane épaissie, tandis que le plasme diminue progressivement et perd sa couleur verte (22-27).

A ce moment les hyphes se collent à ces gonidies transformées en cellules auxiliaires et les entourent si étroitement qu'il est souvent difficile d'y reconnaître la gonidie auxiliaire. L'hyphe fortement alimentée par diffusion du contenu de ces cellules se transforme en hypoascogone.

Je n'ai jamais trouvé dans cette espèce de l'hyphe envoyant des

Source : MNHN, Paris

suçoirs dans les gonidies auxiliaires, tout au plus peut-on constater une fusion plus ou moins parfaite des deux membranes, celle de l'hyphe hypogyne et celle de la cellule auxiliaire, ce qui se produit également lors de la pénétration de l'hyphe dans les gonidies auxiliaires pour le *Physma* et le *Parmelia furfuracea* (fig. 22, 4-8).

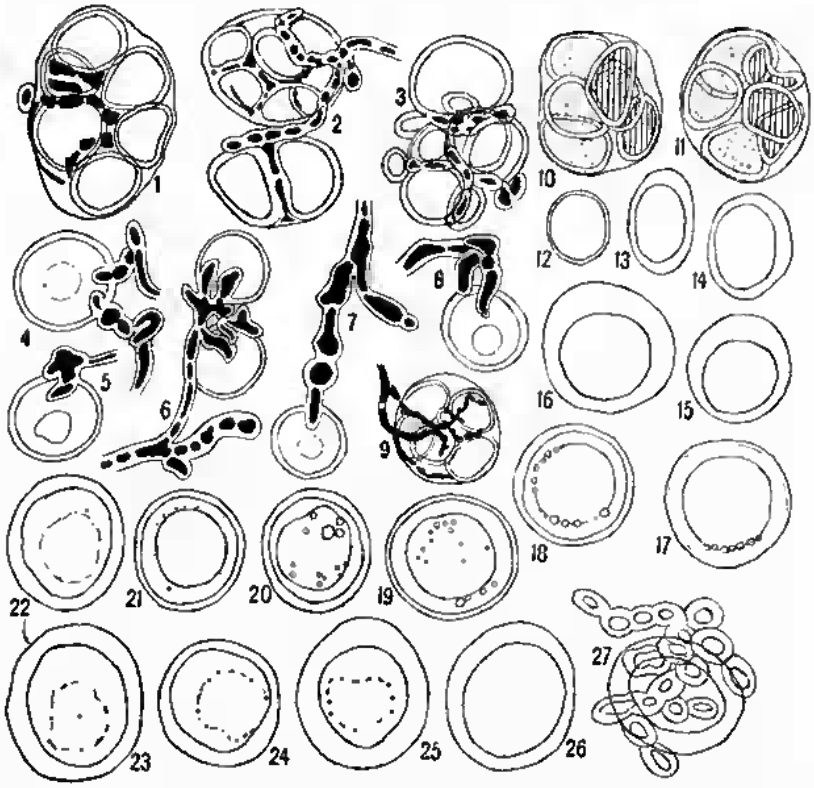


Fig. 22. — *Caloplaca caespitosa*. × 750.

1-3. Pénétration de l'hyphe dans la gonidie mère et entre les gonidies filles.
10-11. Gonidies-mères contenant des gonidies vertes (pointillé) et des gonidies auxillaires hyalines (hachuré).
12-27. Marche de la transformation de la gonidie verte en gonidie auxiliaire.
Parmelia furfuracea. × 750.
4-8. Gonidies auxiliaires reliées aux hyphes hypogynes et transformées en hypoascogones.
9. Pénétration de l'hyphe entre les gonidies filles contenues dans la membrane de la gonidie mère.

Les gonidies vertes sont également « attaquées » par l'hyphe mais je n'ai jamais trouvé de membrane vide pouvant provenir d'une gonidie verte. La liaison entre les hyphes et les gonidies vertes ne se fait pas de la même façon qu'avec les gonidies auxiliaires. L'hyphe perfore la membrane de la gonidie-mère en train de se scinder et se colle contre les parois des gonidies-filles, sans jamais pénétrer dans leur plasme et sans les vider d'aucune façon. Contrairement à ce qui se

Source : MNHN, Paris

passe lors du contact de l'hyphe hypogyne avec les gonidies auxiliaires, l'hyphe ordinaire en contact avec les gonidies vertes ne gonfle pas, son plasme n'est enrichi ni dans la partie à l'intérieur, ni dans celle à l'extérieur de la membrane de la gonidie-mère (fig. 22, 1-3).

Le contenu des hétérocystes est facile à identifier comme glycogène par sa coloration en brun acajou par l'iode. Le glycogène $(C_6H_{10}O_5)_n$ dérive de la glucose $(C_6H_{12}O_6)$ par élimination d'une molécule d'eau.

Le contenu des gonidies auxiliaires du *Caloplaca* se colore en rose par le rouge Congo, comme l'hémicellulose, certains mucilages, et l'hyphe des champignons (qui contient de l'hémicellulose). Le mucilage des Algues contient comme hémicellulose la mannane, produit de condensation de la mannose $(C_6H_{12}O_6)$ qui est un isomère de la glucose, de sorte que le glycogène et la mannane qui possèdent les deux la même formule $(C_6H_{10}O_5)_n$ sont également isomères. La mannane est facilement transformée en glycose par la manno-isomérase. Il est possible que le contenu des gonidies auxiliaires du *Caloplaca* soit de la mannane.

Le glycogène et la mannane, les deux des hémicelluloses sont désignés comme polyholosides.

J'ajoute brièvement quelques détails sur le *Parmelia furfuracea*, comme exemple d'une espèce à gonidies pleurococcoïdes, dans laquelle les hyphes pénètrent dans les gonidies auxiliaires par des suçoirs (fig. 22, 4-8). Comme résultat de cette union nous voyons l'hyphe hypogyne se transformer par gonflement et enrichissement du plasme en hypoascogone. On peut distinguer dans le contenu de la gonidie auxiliaire, colorée en bleu clair par le Bleu de coton, une partie centrale plus foncée, dans laquelle l'hyphe ne pénètre jamais. L'hyphe et le plasma se comportent donc de la même façon que dans les hétérocystes des gonidies nostocoïdes. Le même phénomène se produit lors de la pénétration des ormodies dans les cellules-mères des spores dans les *Staurothele* et *Endocarpon*, qui provoque la transformation de leur contenu en gonidies hyméniales (cystocarpophytes).

D'autre part on observe dans cette espèce des hyphes perforant la membrane des gonidies-mères et entourant les gonidies-filles, sans pénétrer dans leur plasme, et sans qu'un changement de la nature de l'hyphe ne se produise (fig. 22, 9). Jamais je n'ai vu l'hyphe pénétrer dans le plasme d'une vraie gonidie, contenant des gouttelettes colorées en jaune par le Soudan (ormodies) qui les distinguent le plus sûrement des gonidies auxiliaires.

Dans les rapports entre les deux éléments du thalle des Lichens, hyphe et gonidie, il faut distinguer deux genres de relations. D'une part nous avons la relation de l'hyphe ordinaire avec les gonidies vertes qui, servant à un échange de produits d'assimilation, représente une association de nutrition. La liaison entre l'hyphe et les gonidies peut être soit très lâche, de façon à ce que les deux partenaires soient simplement répartis dans le même médium (*Collema*) ou plus intime,

Source : MNHN, Paris

torsque les hyphes se collent contre les membranes des gonidies, ou pénètrent entre les gonidies-filtes dans la membrane de la gonidie-mère. Cette relation intime entre l'hyphe et ta gonidie verte n'entraîne en aucun cas la mort de cette dernière.

D'autre part nous avons la transfusion du contenu des gonidies auxiliaires dans l'hyphe hypogyne, provoquant la transformation de celle-ci en hypoascogone. Cette transfusion n'exige pas nécessairement une union directe de l'hyphe avec la gonidie. Elle peut se faire soit par des suçoirs qui pénètrent dans la gonidie auxiliaire, soit par l'application intime de l'hyphe contre la membrane de la gonidie auxiliaire, ou même par soudure avec celle-ci, soit encore par diffusion du contenu de la gonidie auxiliaire dans le mucilage thallin (*Collema*, etc...) d'où il est résorbé par l'hyphe hypogyne. En tous les cas la gonidie auxiliaire représente un état final, non susceptible d'un autre développement, que son contenu soit repris par l'hyphe ou non, contrairement à la gonidie qui peut se multiplier à l'intérieur du thalle, ou même mener une vie autonome comme « Algue » hors du thalle.

b) Le Progamétoplaste, morphode mâle, ou l'hyphe médullaire.

Le progamétoplaste forme avec les gonidies la plus grande partie des thalles qui ont été décrits comme Lichens. Il se forme de différentes façons (*Rhizocarpon*, *Solorina*, *Collema*) de la membrane de la gonidiospore dont le contenu se transforme en gonidies. Il est diploïde resp. dihaploïde. La façou dont se forment les noyaux dans les cellules de cette hyphe, formée par la membrane de la gonidiospore est encore absolument obscure. Il serait d'autant plus intéressant de suivre cette évolution que la formation de noyaux, sans noyau préexistant, est jusqu'ici inconnue. D'après Guilliermond le noyau naît toujours de la bipartition d'un noyau préexistant. Le cytoplasme, le noyau, les chondriosomes ne naissent jamais spontanément ; ils se multiplient exclusivement par la bipartition d'éléments semblables préexistants. D'après C. Moruzi (Remarques sur quelques Lichens récoltés en Roumanie, dans les districts de Neamtz et Bucegi. *Bul. Sect. Sc. Ac. Roum.*, 14, 1-17, 1931) la membrane des gonidies serait formée de cellulose dans la couche externe et de caltose dans la couche interne. Celle des hyphes médullaires présenterait au contraire de la caltose à l'extérieur et de la cellulose à l'intérieur. On peut facilement imaginer qu'un renversement des couches dans les membranes pourrait se produire lors de la séparation de la gonidiospore en gonidies et hyphe médullaire. Il serait intéressant de suivre cette évolution par coloration des deux composants.

Outre les androspores haploïdes formées dans des pycnides le progamétoplaste forme aussi des conidies diploïdes. Des premières procède l'androgamète haploïde. Les conidies peuvent former des thalles composés exclusivement d'hyphe (de la nature de la médulle) qui peuvent former de vrais thalles par la rencontre avec les gonidies ou homogonidies.

Source : MNHN, Paris

Des thalles sans gonidies ne peuvent pas être formés par l'hyphe gonidiogène dans le cycle principal par mixtion avec des ormodies, car cette mixtion mène à la formation de la gonidiospore, qui formera simultanément gonidies et hyphe de la médulle. Des thalles sans gonidies sont plutôt formés par la germination des conidies diploïdes, donnant des thalles tels que Keissler 1930 [172] les signale p. ex. pour les *Arthonia* et autres lichens du genre *Graphidées*.

Nous venons de voir comment l'hyphe gonidiogène produit à partir de son plasme les progonidies, et celles-ci, par mixtion avec les ormodies, les gonidiospores. Or la paroi de celles-ci se transforme en hyphe médullaire au même moment où leur plasme se transforme en gonidies. On peut assez facilement observer ce phénomène chez les espèces sans cortex (fig. 18).

Il peut également être observé chez les espèces avec cortex, mais il est plus difficile à suivre, surtout en ce qui concerne le sens du développement. D'après la plupart des auteurs, le cortex procéderait de la médulle. Il est, en effet, assez facile de trouver des filaments reliant des cellules de la médulle à des cellules du cortex, ce qui prouve bien l'existence d'un lien génétique, mais on peut se demander lequel des deux procède de l'autre. Toutefois, la formation du cortex par la médulle est impossible, pour la simple raison que le cortex (hyphe gonidiogène) existe déjà dans les granules thallins ou les très jeunes thalles qui en diffèrent à peine, alors qu'on y chercherait encore vainement des filaments médullaires ou de vraies gonidies. C'est par cette hyphe médullaire que seront formés les progamètes, l'androspore et la gynospore ainsi que la sorédie, gemmule mixte. Je la désigne donc par *hyphe progamétogène*, et l'ensemble de tout son développement comme progamétoplaste.

L'apothécie, la pycnide et le soral procèdent de l'hyphe progamétogène. Leur premier développement est identique jusqu'à un moment fort avancé de leur évolution (Krabbe [157], Darbishire [76]).

L'hyphe progamétogène peut produire directement, sans autre intervention, des pycnides et des androspores. Ces androspores sont donc à considérer comme simples conidies du progamétophyte. Si je leur conserve le nom de spores, c'est pour les distinguer des conidies qui sont formées par les androgamétophytes provenant de leur germination. Je réserve donc le nom de conidies aux cellules de propagation formées dans les cycles des homogamétophytes. Comme d'autre part leur rôle diffère de celui des spermaties des *Floridées*, et qu'ils sont à placer sur le même rang que les gynospores (ascospores), je conserve leur ancien nom d'*androspores*. Les cultures de Möller [182] dans lesquelles il a obtenu en partant des spermaties, des thalles produisant des pycnides et des conidies, démontrent nettement l'identité entre l'hyphe progamétogène et l'androgamétoplaste. Les détails du développement des pycnides sont suffisamment connus, je n'ai pas besoin d'y revenir.

Source : MNHN, Paris

Apothécies et Gynospores.

La production de conidies par un mycélium issu de gynospores ou d'androspores peut être obtenue en l'absence de gonidies. Par contre, on n'a jamais obtenu la production d'asques par un mycélium, ni en partant des gynospores, ni des androspores, si ce mycélium n'était pas en rapport avec des gonidies. Celles-ci doivent donc jouer un rôle décisif dans la formation de l'ascogone, primordium de l'évolution de l'apothécie et des gynospores.

Comme nous venons de le voir, le premier développement de la pycnide est identique à celui de l'apothécie jusqu'au moment où l'ascogone apparaît. A partir de ce moment, le jeune organe est caractérisé comme devant produire des gynospores.

Il faut donc en conclure que l'ascogone et les gonidies ont une relation quelconque ; celui-là n'apparaît jamais sans la présence de celles-ci.

J'ai indiqué plus haut le rôle de cellules auxiliaires que jouent les gonidies, outre leur fonction comme organes d'assimilation et de nutrition. Je n'ai pu trouver aucune mention de ce fait dans les nombreux travaux que j'ai cités, traitant de la formation des apothécies, de l'ascogone et de l'hyphe ascogène.

A ce sujet, il ne faut pas oublier la connexion indubitablement établie par beaucoup d'observateurs entre « l'hyphe » et les gonidies, l'hyphe qui envoie des suçoirs dans les gonidies et les membranes vides de gonidies trouvées dans le thalle. Tout cela trouve son explication naturelle si on connaît la fusion de l'hyphe progamétogène avec les gonidies fonctionnant comme cellules auxiliaires.

Dans les dessins de Stahl [247] concernant le *Collema microphyllum* on peut constater que des connexions entre l'hyphe et les gonidies n'existent que près des jeunes apothécies. Dans les parties plus éloignées des ascogones, il ne se fait aucune fusion entre l'hyphe et les gonidies. On trouve un cas analogue dans les dessins de Bornet [46] concernant l'*Arnoldia minutula* (pl. 15). Autour de l'apothécie (fig. 3) les hyphes envoient des suçoirs dans les hétérocystes des *Nostoc*, tandis que dans le thalle (fig. 4), ils ne sont en relation qu'avec les cellules vertes de ceux-ci.

Cette interprétation explique le rôle des hétérocystes qu'on ne connaissait pas. Le rôle de ces cellules est inexplicable, si on considère les *Nostoc* comme des algues ; tant que le « *Nostoc* » n'est pas en relation avec l'hyphe, elles périssent sans but. Mais dans les deux cas que je viens de citer, les hyphes sont dessinées exclusivement en relation avec les hétérocystes, ce qui correspond avec mes propres observations. D'après Kohl [149] le contenu des hétérocystes est formé de glycogène ou d'un corps analogue. Toute leur évolution décrite par Kohl semble une préparation à « l'attaque » par l'hyphe. Celle-ci peut absorber par diffusion (les parois de l'hétérocyste ont été libérées de chitine et transformées en cellulose) le glycogène contenu dans l'hétérocyste.

Source : MNHN, Paris

L'hyphe progamétogène qui produit sans mixtion la pycnide peut produire l'ascogone et l'apothécie après fusion ascogène (cytoplasmique) avec une ou plusieurs gonidies auxiliaires. Les gonidies protococcoïdes et autres subissent une transformation analogue à celle des hétérocystes à partir du moment où elles se transforment en cellules auxiliaires. Certaines descriptions des transformations subies par les gonidies « attaquées » par l'hyphe correspondent à cette formation des gonidies auxiliaires.

Cette formation de l'ascogone à la suite de la fusion avec l'hyphe progamétogène offre encore certains détails qu'il serait intéressant de suivre plus exactement.

Dès l'ascogone formé, l'ébauche de la fructification, qui eut pu prendre forme de pycnide, évoluera en asque. Certains auteurs signalent la transformation en asques de pycnides entièrement développées, tel que je l'ai donné plus haut pour le *Physma polyanthes* (fig. 20).

Chez certains Lichens l'ascogone forme un trichogyne dont Stahl [247] a cru pouvoir démontrer que les androspores (spermaties) s'y fixent, afin de provoquer une fécondation qui serait suivie de la formation de l'ascogone. Cette fécondation est douteuse comme telle.

Il y a des espèces où la formation du trichogyne est régulière, dans d'autres elle est facultative : chez d'autres encore aucune formation de trichogyne n'est connue. Malgré ces différences, le développement de l'ascogone en gymnospores peut, d'après Moreau [199], se résumer en la formule suivante :

Le développement se fait sous deux régimes successifs ; une phase haploïde ou haplophase, correspondant aux hyphes végétatives, à l'ascogone, aux jeunes hyphes ascogènes, et une phase dihaploïde ou dikaryophase, caractérisée par la présence de deux noyaux dans chaque cellule : les hyphes ascogènes âgées représentent cette phase du développement. Une troisième phase, la diplophase ou phase diploïde, est réalisée d'une manière très brève dans l'asque entre la karyogamie qui unit ses deux noyaux en un seul, et les divisions réductrices qui préludent à la formation des spores. Les caractères de la dikariophase sont très semblables, tandis que la haplophase offre plus de diversité. Elle la doit à la structure de l'ascogone, à celle des jeunes hyphes ascogènes, et à la manière dont la haplophase fait place à la dikaryophase.

Sur le début des *paraphyses*, les indications des divers auteurs se contredisent souvent. Ce qui semble le plus probable, c'est leur naissance des cellules porteuses de l'ascogone.

Formation de l'Hyphe de la médulle.

En ce qui concerne la formation de l'hyphe de la médulle, on trouve deux avis diamétralement opposés. D'après les uns, c'est la médulle qui serait génératrice du cortex, d'après les autres, c'est le

Source : MNHN, Paris

cortex qui produit la médulle. J'ai exposé plus haut que l'hyphe de la médulle, qui est la première forme sous laquelle apparaît le progamétophyte, est formée par l'enveloppe de la gonidiospore lors de sa séparation en gonidie et hyphe. Le cortex n'étant autre chose que l'hyphe gonidiogène, il est logique que la médulle soit formée par celle-ci et non l'inverse, avis d'autant plus fondé que dans le granule thallin le cortex existe avant la médulle.

L'origine unique des Progamètes.

Nous avons vu que les pycnides, les apothécies et les sorédies sont des *organes de même provenance*. Nous pouvons donc au sujet du lieu de leur formation les étudier les trois ensemble. Les hyphes desquelles sont formés les progamètes sont à mon avis les hyphes qui se forment de l'hyphe gonidiogène au moment de la libération des progonidies, soit que le début de la formation des progamètes suive immédiatement, soit qu'il se forme d'abord les hyphes désignées d'ordinaire du nom de médulle, et que de celles-ci parte plus tard la formation des progamètes. La médulle fait donc partie de l'ensemble du progamétophyte.

Tous les auteurs donnent unanimement comme point de départ de la formation des fructifications soit l'hyphe gonidiogène, soit la zone de la formation de la médulle, soit la médule même qui sont désignées comme hyphe du cortex ou zone gonidiale, comme zone limitée entre la zone gonidiale et la médulle, ou comme médulle.

Pycnides et Androspores.

Les pycnides, comme nous l'avons vu, se développent de la médulle sans autre intervention, Forssell 1885 [111]. Les détails de leur évolution et la formation des androspores sont suffisamment connus pour que je puisse passer sur ce point. Voir pour l'évolution Darbishire [85] et pour les formes évoluées Glück (H.), Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien.

En ce qui concerne *la dénomination des Androspores*, Itzigsohn 1850 [152] qui les a découvertes, les nommait des spermatites, puisqu'il leur attribuait un rôle sexuel. Tulasne 1852 [318] a proposé le nom de spermogonie pour l'organe ponctiforme en lui-même et de spermaties pour les corpuscules qui dans son intérieur prennent naissance sur les stérigmates. Il assimile quant aux fonctions, les spermaties ou anthérozoïdes immobiles aux spermatozoïdes doués de mobilité, plutôt qu'aux spores. Il compare 1851 [317] les spermogonies avec les pycnides des champignons, mais il n'a pas pu faire germer les spermaties. Möller 1887 [214] qui par contre est arrivé à faire germer toutes les spermaties de Lichens qu'il a cultivées, désigne les spermogonies et spermaties comme pycnides et pycnoconidies.

J'ai préféré garder le nom de conidies pour les cellules reproductives (diploïdes) des homogamétoplastes, et désigner le progamète

Source : MNHN, Paris

mâle (haploïde) — pour lequel de nos jours les noms de spermatie ou de pycnoconidie sont employés de préférence — par androspore, nom par lequel BAYRHOFFER 1851 [31] l'avait désigné, vu son rôle dans le cycle principal, un peu différent de celui des conidies dans le cycle des homophytes. En analogie je nomme la thécaspore ou ascospore gynospore ou spore tout court. Pour la spermogonie, je conserve le nom de pycnide qui est déjà beaucoup employé pour cet organe.

Les mouvements des androspores sont à considérer comme mouvements autonomes. En plus des mouvements de petites trépidations dans le genre des mouvements browniens, on voit de temps en temps, surtout en présence de spores en germination, des androspores exécuter des mouvements bien plus vifs qui les mènent en quelques instants à travers le champ visuel du microscope. En outre on peut facilement observer que les mouvements des androspores conservées dans une goutte d'eau suspendue, en chambre humide, ralentissent leurs mouvements après quelques jours ; finalement ceux-ci cessent complètement, ce qui ne serait pas le cas s'il s'agissait de simples mouvements moléculaires browniens.

ITZIGSOHN 1850 [152] qui le premier a signalé ces corps, avait déjà reconnu leurs mouvements qui sont surtout déclanchés par la lumière et la chaleur. RABENHORST 1851 [254] confirme ces mouvements de nature indubitablement animale, de même que ACLOQUE 1893 [2]. TULASNE 1851 [317] 1852 [318] les considère comme mouvements browniens. SPEERSCHNEIDER 1853 [285] affirme ne pas avoir vu ces mouvements ni dans l'*Anaptychia ciliaris*, ni dans le *Parmelia acetabulum*.

ANDROSPORES ET CONIDIES.

LINDSAY 1859 [195] a trouvé deux espèces de spermaties chez différentes *Graphidées* et *Caliciacées* dans des pycnides de même aspect extérieur. MÖLLER 1887 [214] a examiné plus exactement ces deux espèces de spermaties dans le *Calicium trachelinum*. Les deux espèces se trouvent l'une à côté de l'autre dans des pycnides qui extérieurement ne diffèrent en rien, mais les unes, les plus fréquentes, contiennent des spermaties de 2,5 - 3 × 1,5 - 2 μ et les autres de 5 à 7 μ de long, de la même épaisseur que les autres, donc en forme de bacilles. En culture, les deux ont produit des mycéliums identiques à ceux produits par les spores. Au bout d'environ deux mois de culture, les trois mycéliums se couvrent de points vert-noirâtre : les débuts des pycnides. Dans ceux-ci ne sont produits uniquement que des conidies de 2,5 - 3 × 1,5 - 2 μ, sans aucune différence d'origine des mycéliums, des spores, des spermaties longues ou ovales. Les conidies reprises en culture se comportaient exactement comme celles dont partaient les cultures.

L'interprétation qu'il faut, à mon avis, donner de ces faits, est que les grandes spermaties sont des conidies (diploïdes) et les petites des androspores (haploïdes). La gynospore, l'androspore et les conidies

Source : MNHN, Paris

produisent des gamétophytes qui se multiplient en cycle homophytique par des conidies. Les pycnides à petites conidies trouvées sur le thalle, font déjà partie d'un homogamétophyte.

HEDLUND 1892 [141] a trouvé dans le *Catillaria synothea* également deux espèces de spermaties. Les grandes spermaties d'un diamètre de 1,5 μ et d'une longueur variant entre 4 et 8, et 10 à 12 μ sont : les premières, probablement des conidies, les secondes des androspores. Les deux espèces en contact avec des conidies germent et forment des thalles (homothalles). En plus il a encore trouvé d'autres « conidies » de 2,5 - 4 × 1,5 - 1,75 μ. Celles-ci ne forment pas de thalle avec des gonidies. Il s'agit peut-être de septidies.

Le Carpogone.

L'appareil total qui produit le carpe : l'hypoascogone, duquel procèderont d'une part le trichogyne, l'ascogone, l'hyphe ascogène, l'asque et les gynospores, d'autre part le paraphysogone et les paraphyses, est désigné par *Carpogone*, dont les cellules-mère sont l'hyphe hypogyne et la gonidie auxiliaire. Je donne dans la fig. 24 un schéma de l'évolution du carpogone, telle qu'elle se présente dans les cas les plus avancés de la formation d'une nouvelle génération.

Le carpogone comme tel est le début de la formation d'une cinquième génération du sporophyte. Son hyphe semble avoir des qualités particulièrement labiles qui ne sont encore que peu éclaircies.

Les conditions des noyaux du carpogone ont été étudiées par MOREAU 1927 [231]. D'après SCHWENDENER les hyphes qui forment le carpogone et les spores seraient un ascomycète. Il est donc intéressant de comparer le schéma de l'évolution des deux. D'une part nous avons les types *Peltigera* et *Collema* que MOREAU a établis, d'autre part les ascomycètes hétérothalliques et homothalliques (fig. 23).

Le type *Peltigera* concorde plus ou moins avec l'ascomycète homothallique. Les deux possèdent une dihaptophase à 2 ou 3 noyaux. L'hyphe secondaire de l'ascomycète est binucléée et l'hyphe de la médulle de *Peltigera* est bi- à trinucléée. L'hyphe de germination de la spore du *Peltigera* est uninucléée et haploïde, comme l'hyphe primaire de l'ascomycète. L'hyphe primaire de l'ascomycète devient dihaploïde et binucléée après le zygote. Mais comment l'hyphe de la germination du lichen qui est uninucléée et haploïde devient-elle subitement bi- et trinucléée et dihaploïde, comme l'hyphe de la médulle, avec laquelle elle serait identique étant donné que, d'après SCHWENDENER, il n'y a qu'une hyphe unique dans les Lichens ?

Le type Collema correspond le mieux à l'ascomycète hétérothallique. L'hyphe de germination et l'hyphe de la médulle, qui, les deux, sont uninucléées, pourraient à ce point de vue être identiques. Mais dans l'ascomycète l'hyphe secondaire qui correspond à la médulle du lichen est binucléée. Là de même, les états des noyaux ne corres-

Source : MNHN, Paris

pondent pas. Les deux types de lichens ne possèdent rien qui corresponde à la formation typique du zygote chez les ascomycètes.

Admettons un instant — pour être en accord avec la nécessité qu'exige l'hypothèse de SCHWENDENER — que chez les lichens le zygote soit réellement formé et ait seulement échappé jusqu'à pré-

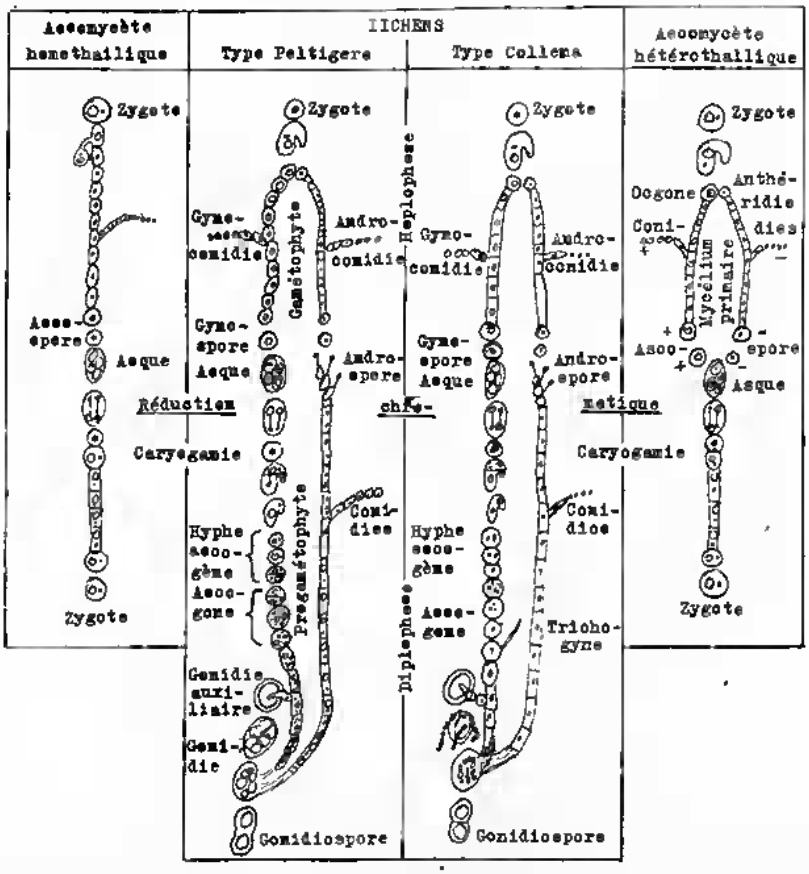


Fig. 23. — Comparaison schématique de l'évolution des Ascomycètes et du carpogone des Lichens.

sent aux recherches. Il est alors possible d'admettre que les contradictions qui existent au sujet des noyaux puissent se régler. Mais alors l'hyphe de germination serait haploïde, tandis que la médulle serait diploïde ou dihaploïde. Qu'advient-il alors des cultures de BORNET qui devaient vérifier la théorie de SCHWENDENER ? Ces essais étaient basés sur la supposition que l'hyphe de germination était identique avec l'hyphe de la médulle. Mais s'il s'intercale la formation d'un zygote, l'une des hyphes appartient à la phase haploïde du gamétophyte, l'autre à la phase diploïde du sporophyte et les essais de BORNET ne prouvent rien dans le sens de la théorie algo-lichénique.

Source : MNHN, Paris

Mais ces essais, regardés de ce point de vue ne perdent absolument rien de leur valeur, au contraire. Une chose semble certaine, l'hyphe de germination de la spore, le gamétophyte resp. le prothalle, peut former avec des gonidies un thalle hétérogène, dans lequel il est vrai, des cellules vertes tout à fait étrangères (protonéma de mousses) peuvent servir de partenaire de symbiose.

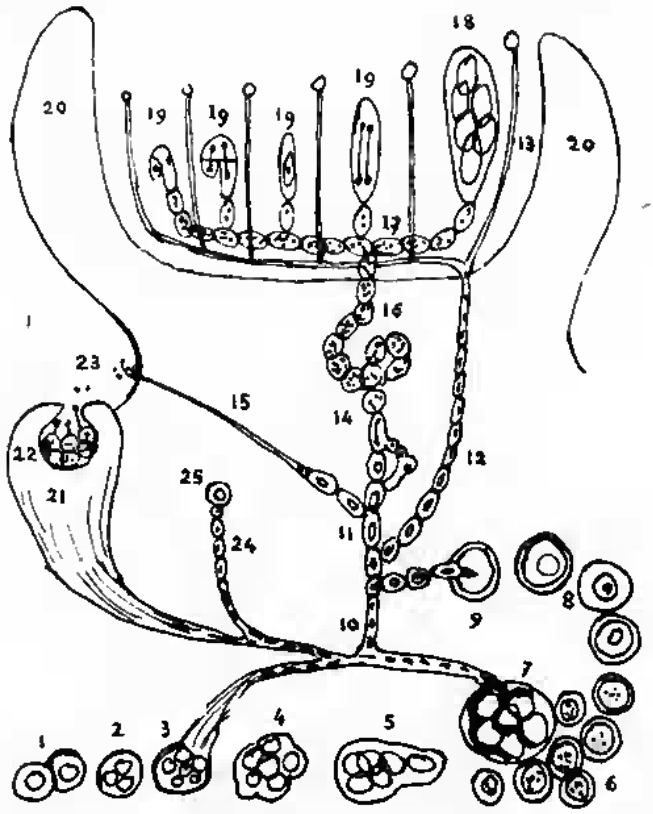


Fig. 24. — Schéma de l'évolution du carpogone des Lichens.

1. Gonidiospore. 2-3. Gonidiospore se séparant en gonidies et hyphe médullaire. 4, 5, 6. Gonidies. 7. Progamétoplasle en contact nutritif avec une gonidie. 8. Formation des gonidies auxiliaires. 9. Gonidie auxiliaire reliée par suçoir à 'lhyphe hypogyne. 10. Hyphe hypogyne. 11. Hypoascogone. 12. Paraphysogone. 13. Paraphyse. 14. Diverticule. 15. Trichogyne. 16. Ascogone. 17. Hyphe ascogène. 18. Asque avec gynospores. 19. Evolution des spores dans l'asque. 20. Marge de l'apothécie. 21. Pycnide. 22. Stérigmes. 23. Androspores (Spermaties). 24. Conidiophore. 25. Conidie.

Il semble donc pour le moins douteux que ces thalles obtenus par Bornet soient pareils aux thatles normaux des lichens, car tandis que les premiers sont formés par des hyphes haploïdes, les derniers contiennent de l'hyphe diploïde ou dihaploïde. Néanmoins il semble que ces tballes peuvent produire des apothécies avec des asques.

Source : MNHN, Paris

Un point que BORNET a laissé dans l'incertitude est si et comment il a démontré l'identité des apothécies et des spores avec celles des thalles poussés dans la nature.

D'après KRABBE, 1882 [184] le paraphysogone (*Cladonia*) serait capable de produire par lui-même des apothécies parfaites. On ignore si cela se produit avec ou sans une nouvelle mixtion avec des gonidies auxiliaires. Les deux façons semblent possibles.

Les désignations des différents auteurs pour les primordiums des fructifications sont très variables et il n'est guère possible de les séparer. LINDAU, 1899 [194] est le seul qui donne une définition de ce qu'il entend par ascogone, dont il ramène l'origine aux hyphes de la médulle. Il appelle ascogone en général, et sans égard à son développement ultérieur, un filament qui en sa forme diffère un peu des autres hyphes et qui produit des asques.

Dans le carpogone il faut distinguer les points suivants :

1. Comme hyphe hypogyne on désigne chaque filament du progamétoplaste (hyphe de la médulle issue de la membrane de la gonidiospore) qui est en mixtion d'une façon quelconque avec des gonidies auxiliaires.

2. La fusion ascogonogène de l'hyphe hypogyne avec une gonidie auxiliaire dont le contenu, passant dans l'hyphe hypogyne, transforme celle-ci en hypoascogone peut se produire de différentes façons. La fusion peut se faire soit par des suçoirs par lesquels l'hyphe pénètre dans la gonidie auxiliaire, soit par l'application serrée des hyphes sur la membrane des cellules auxiliaires, soit encore par la diffusion du contenu de la gonidie auxiliaire dans le mucilage du thalle, d'où il est repris par des parties de l'hyphe de la médulle, l'hyphe hypogyne.

3. Par suite de cette nutrition intense l'hyphe hypogyne se transforme en hypoascogone.

4. Le lieu et le moment de la formation de l'hypoascogone sont assez précis quand l'hyphe hypogyne envoie un suçoir dans la gonidie auxiliaire, mais très peu précis lorsque l'hyphe hypogyne retire le contenu de la cellule auxiliaire du mucilage du thalle où il était diffusé.

5. Le nom d'hypoascogone est donné à la partie du filament hyphique entre le point de fusion avec la gonidie et l'ascogone.

6. C'est par l'hypoascogone qu'est formé, d'ordinaire avant la formation de l'ascogone, le paraphysogone ou les hyphes paraphysogènes, qui produisent les paraphyses.

7. Dans certains lichens l'hypoascogone forme des diverticules et il semble que cet échange de noyaux précède la formation de l'ascogone. Dans d'autres espèces l'hypoascogone forme des trichogynes, longs filaments hyphiques dont la pointe dépasse la surface du thalle pour être fécondée par des androspores. De cette mixtion résulte la formation de l'ascogone.

Source : MNHN, Paris

8. L'ascogone est formé au début par un filament cloisonné plus ou moins enroulé, à cellules riches.

9. L'ascogone produit ensuite des cellules multinucléées, desquelles procèdent les hyphes ascogènes, qui sont plus grêles, se cloisonnent en cellules renfermant chacune deux noyaux et desquelles se formeront les asques.

10. On peut donc distinguer trois types de formation des apothécies :

a) Sans ascogone enroulé, type Peltigera : hyphe plurinucléée, cellules de l'ascogone multinucléées, hyphe ascogène binucléée.

b) Avec ascogone enroulé et éventuellement des trichogynes qui ne sont pas fécondés par les androspores. Type *Collema*.

c) Avec ascogone et trichogyne fécondé par des androspores. Type *Collema Bachmannianum*.

Les types ne sont pas nettement séparés l'un de l'autre, car toutes les formes intermédiaires existent entre la structure de l'ascogone multinucléée en permanence de la jeune hyphe du type *Peltigera* et la structure multinucléée fugace avec des cellules uninucléées des jeunes hyphes ascogènes du type *Collema*.

Le développement des apothécies a été le mieux étudié par Moreau, 1927 [231]. Il le donne pour les deux types, l'un à cellules de l'hyphe uninucléées, l'autre à cellules multinucléées.

Chez les *Peltigera* la première ébauche d'une apothécie apparaît au sommet des lobes. Avant que le gonflement de ceux-ci soit sensible à l'œil nu, on peut trouver à l'extrémité des lobes fertiles les premiers débuts des parties fertiles de l'apothécie. Elles affectent la forme de filaments cloisonnés, ramifiés, *plongés dans la médulle* dont les cellules, bientôt plus grandes et au protoplasme plus riche que les cellules banales de celle-ci qui contiennent ordinairement plusieurs noyaux, ne tardent pas à acquérir de très nombreux noyaux. Elles montrent des communications protoplasmiques comme les autres cellules du thalle. Cette formation reçoit le nom d'ascogone.

L'état multinucléé des cellules de l'ascogone dure longtemps. Ultérieurement on trouve, en rapport avec les cellules ascogoniales multinucléées, des hyphes plus grêles, de même structure qu'elles, ce sont des hyphes ascogènes émises par l'ascogone. Bientôt ces hyphes ascogènes, *nées multinucléées*, se cloisonnent en cellules renfermant *chacune deux noyaux ;* elles atteignent ainsi leur structure définitive.

Tandis que ces transformations atteignent les parties fertiles de la jeune apothécie, *les hyphes du voisinage* subissent d'importantes modifications. Celles qui sont placées non loin du cortex se dressent vers lui et constituent *les paraphyses*. L'ensemble de celles-ci constitue le thalamium. Les hyphes ascogènes suivent le développement des paraphyses en s'étendant à la base du thalamium. Les hyphes ascogènes cessent plus tard de se développer exclusivement sous le thala-

Source : MNHN, Paris

mium, et envoient parmi les paraphyses des branches dressées. Ce changement annonce la formation des asques.

On voit alors les cellules terminales des hyphes ascogènes présenter à leur sommet un crochet caractéristique comme chez les *Ascomycètes* ; c'est le début de la formation de l'asque par fusionnement des noyaux.

Les *Peltigera*, *Peltidea* et *Solorina* se développent de cette façon, toutefois chez les *Solorina*, l'ascogone se forme *dans la couche gonidiale*, non dans la médulle.

L'histoire de ces apothécies se laisse donc décrire comme le développement d'un ascogone à filaments ramifiés, cloisonnés, dont les cellules, *longtemps multinucléées*, engendrent des hyphes multinucléées comme elles. Un cloisonnement transforme celles-ci en hyphes *ascogènes aux cellules binucléées*. Les cellules terminales fusionnent leurs noyaux et deviennent des asques producteurs d'ascospores. Aucun phénomène de sexualité n'intervient dans ce développement.

Chez le *Collema pulposum*, le *Leptogium scotinum*, le *Xanthoria parietina*, le *Lobaria pulmonacea*, le *Ricasolia herbacea*, le *Nephromium resupinatum* (qui renferment en général un noyau dans les cellules de l'hyphe de la médulle), le type de développement est celui d'un ascogone aux cellules *uninucléées* dont le trichogyne ne prend part à aucune copulation avec des spermaties, et qui après *avoir traversé rapidement* une phase multinucléée, se ramifie richement en *hyphes ascogènes, d'abord de structure uninucléée*, plus tard à cellules binucléées, pourvues d'anses, et produisant des asques à l'extrémité des hyphes. Les spermaties ne prennent aucune part à son évolution.

Ces deux formules se laissent ramener aisément l'une à l'autre : le développement, dans les deux cas, se fait sous deux régimes successifs, une phase haploïde ou haplophase, correspondant aux hyphes végétatives, à l'ascogone, aux jeunes hyphes ascogènes, et une phase dihaploïde ou dikaryophase, caractérisée par la présence de deux noyaux dans chaque cellule : les hyphes ascogènes âgées représentent cette phase du développement. Une troisième phase, la diplophase, ou phase diploïde, est réalisée d'une manière très brève dans l'asque entre la karyogamie qui unit ses deux noyaux en un seul et les divisions réductrices qui préludent à la formation des spores.

Les caractères de la dikaryophase sont donc très semblables ; la haplophase offre plus de diversité. Elle la doit à la structure de l'ascogone, à celle des jeunes hyphes ascogènes et à la manière dont la haplophase fait place à la dikaryophase.

Ces différences fondamentales dans la structure de l'ascogone permettent de distribuer les Lichens en deux séries, correspondant aux types des *Peltigera* et des *Collema*. Mais les deux ne sont pas étrangères l'une à l'autre, car on trouve tous les passages entre la structure multinucléée étendue et durable, réalisée dans l'ascogone et les jeunes hyphes ascogènes des premiers et la structure multinu-

Source : MNHN, Paris

cléée éphémère et la présence de jeunes hyphes ascogènes aux cellules uninucléées des seconds.

D'après MOREAU, 1915 [218] l'ascogone même prend naissance dans les espèces du genre *Peltigera* aux dépens des hyphes de la médulle. Il est formé d'abord des cellules généralement uninucléées qui se distinguent des cellules banales de la médulle par leur taille plus grande et leur forme plus renflée.

Chez le *Solorina*, d'après le même auteur, 1916 [220], c'est aux dépens des hyphes de la couche gonidiale que se développent les parties fertiles de l'apothécie. Les cellules superficielles des hyphes intergonidieuses forment d'abord sous le cortex une, puis plusieurs couches de cellules isodiamétriques, parfois binucléées, mais généralement uninucléées. Elles donnent naissance aux paraphyses, droites, pluriseptées, à cellules uninucléées. Quand les paraphyses ont acquis un certain développement on voit apparaître à leur base des hyphes ascogènes. Comme les cellules paraphysogènes, elles ont pour origine les cellules mycéliennes de la couche gonidiale sous-jacente. Les ascogones du *Collema microphyllum* procèdent d'après STAHL, 1877 [290], des hyphes ordinaires vers le milieu de l'épaisseur du thalle. Pour le *Bacomyces byssoïdes, B. carneus, B. placophyllum, Cladonia symphicarpa,* KRABBE 1882 [156] indique les hyphes du cortex comme productrices des fructifications.

Dans le *Bacomyces roseus,* le *Pertusaria communis* et le *Phlyctis agelaea* par contre, ce sont les parties inférieures de la médulle où prennent naissance les fructifications.

D'après DARBISHIRE 1895 [85] l'ascogone se forme d'une hyphe provenant de la médulle. Cette transformation d'après WAHLBERG 1901 [327] se ferait par un passage successif de la forme des cellules longues et minces des hyphes ordinaires de la médulle (de 0,5-1 μ d'épaisseur) à la forme ellipsoïde caractéristique (3-5) × (5-6) μ de l'ascogone. METZGER 1903 [206] donne comme origine de l'ascogone dans l'*Acarospora glaucocarpa* un développement végétatif des hyphes de la zone gonidiale. Dans le *Verrucaria calciseda* le point de départ est situé directement sous la couche gonidiale et dans le *Parmelia physodes* dans la partie supérieure de cette couche.

D'après NIENBURG 1908 [237] l'hyphe ascogène se forme dans le *Baeomyces roseus* sous la couche gonidiale, dans la médulle, sans formation d'un carpogone. Dans le *B. byssoïdes* les fructifications se forment dans la couche extérieure des gonidies et du cortex. Dans l'*Icmadophilla aeruginosa* le début du carpogone est dans la partie inférieure de la couche gonidiale.

Dans le *Xanthoria parietina,* on trouve, selon MOREAU 1925 [228] des ascogones formés aux dépens des hyphes profondes de la couche gonidiale ou des hyphes superficielles de la médulle.

Le développement de l'ascogone chez les Lichens ressemble beaucoup à la formation du cystocarpe chez certaines *Floridées* par exemple les *Bonnemaisonia,* tel que le donne OLTMANNS 1922 [246].

Source : MNHN, Paris

Le trichogyne des lichens ne peut pas être mis en parallèle direct avec le même organe qu'on trouve chez les *Floridées* car il appartient à une autre génération. Il n'est pas chez les lichens un organe en dégénérescence, mais au contraire un organe de nouvelle formation en pleine évolution.

Mlle Bachmann 1913 [20] a donné un aperçu clair et bref de ce qui a été fait jusqu'à cette époque à ce sujet ; elle en tire la conclusion que certains Lichens ont un appareil sexuel complètement développé et fonctionnant, composé d'ascogone, trichogyne et spermaties, tandis que chez d'autres on ne trouve qu'un développement apogame d'ascogones rudimentaires sans trichogyne et sans spermaties. Dans les espèces qui possèdent des trichogynes, ceux-ci poussent vers la surface qu'ils dépassent un peu et où, dans quelques cas sûrement, dans d'autres probablement, ils s'unissent avec les spermaties. Dans le *Collema pulposum* elle a trouvé des spermaties formées à l'intérieur du thalle qui s'unissent avec un trichogyne qui ne traverse pas le cortex. Après la fusion, elle a constaté les changements des cloisons des cellules qui caractérisent la fécondation, c'est-à-dire leur résorption et le passage de la plus grande partie du contenu de la spermatie dans le trichogyne.

Les avis sur *l'origine des paraphyses*, spécialement en comparaison avec celle des asques, sont partagés, mais peut-être beaucoup plus en apparence que réellement : les différences sont probablement dues surtout à l'imprécision qui règne au sujet de la dénomination des diverses parties des organes du développement des apothécies et des progamètes en général.

La dénomination d'ascospores ou thécaspores qui est courante pour les spores produites dans les apothécies du thalle peut donner lieu à des confusions, car, comme nous l'avons vu, le cystocarpophyte peut également produire des spores dans des asques. C'est pour cette raison et en allusion à l'égalité de rang avec l'androspore que je préfère le nom de *Gynospore*. Le développement de l'asque et des spores a été donné avec tous les détails des phénomènes cytologiques par Moreau 1927 [231].

Les Soraux et Sorédies.

La formation des *soraux* avec les sorédies est analogue à celle des pycnides et des apothécies. Ils sont formés les trois par la même hyphe (médulle), c'est-à-dire le progamétophyte cf. Tulasne 1852 [318], Schwendener 1860 [274], De Bary 1866 [24], Darbishire 1897 [85]. D'après Wainio 1887 [326] les sorédies et les isidies seraient formées par l'hyphe gonidiale, ce qui correspond au plectenchyme comme l'indique Linkola 1913 [197]. Moreau 1927 [231] décrit, (correspondant à son avis que les « algues » sont la cause de la formation du cortex), la formation des sorédies chez le *Cladonia fimbriata* de la manière suivante : des algues de la couche gonidiale se répandent dans la

Source : MNHN, Paris

médulle, la transforment dans des territoires étendus en une véritable couche gonidiale dont les éléments les plus proches de la face inférieure du thalle s'organisent en glomérules sorédiaux et s'individualisent en sorédies. Cette façon de voir ne correspond d'aucune façon avec les idées que j'ai exposées.

S'il n'y a pas de doute sur la nature des hyphes desquelles procèdent les soraux, les avis sur l'origine des gonidies dans les soraux sont nettement divisés. D'après les uns, les gonidies des sorédies seraient formées par les hyphes même du soral, d'après les autres, les gonidies seraient prises de la couche gonidiale.

D'après Darbishire [76], le soral est à mettre morphologiquement sur le même rang que l'apothécie : c'est une apothécie métamorphosée. Il ressort clairement de sa description que l'origine du soral remonte à l'hyphe médullaire.

Au sujet de la nature de l'hyphe de la médulle il est intéressant de noter que d'après Moreau, 1927 [231] la médulle des *Lobaria* et *Parmelia* contient dans les compartiments que séparent leurs septums un noyau dans leur protoplasme, tandis que chez les *Peltigera* chacun contient ordinairement plusieurs noyaux.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV.

L'HAPLOPHASE ET LE PROTHALLE.

Les gamétophytes (deux morphodes).

α) L'Androgamétoplaste, morphode mâle.

Le prothalle englobe deux morphodes, le gynogamétophyte et l'androgamétoplaste. Le gynogamétophyte est normalement formé par un mycélium saprophyte issu de la germination de la gynospore. La forme de l'androgamétoplaste est moins précise. Dans certaines espèces l'androgaméte ne dépasse pas le stade d'androspore qui féconde un carpogone ou une cellule faisant fonction de tel. D'autre part, il est certain que l'androspore peut germer et former un androgamétoplaste également saprophyte comme te gynogamétophyte. Lorsque les mycéliums des deux gamétophytes se rencontrent, il se forme très probablement des anastomoses entre les deux avec transport de nucléus et formation de zygotes. Il est curieux de noter que BAYRHOFFER en 1851 [31] indiquait déjà que le prothalle se forme tout aussi bien des spores parfaites (gynospores) que des spores imparfaites (androspores).

D'après ce que je viens d'exposer, les gynospores et les androspores sont génétiquement absolument équivalentes, comme les gynophytes et les androplastes des générations précédentes.

On ne peut donc considérer comme une vraie fécondation les fusions qui ont lieu entre l'hyphe et la gonidie pour la production de l'ascogone, entre l'androspore et la trichogyne, entre les noyaux de cellules voisines de l'hyphe ascogéne, et entre des noyaux par des anses, suivi de karyogamies, pour la formation de l'asque. S'il y avait fécondation, les spores ne pourraient pas reproduire par leur germination la même génération, mais uniquement la génération suivante.

Androspore et gynospore ne sont vis-à-vis du thalle que de simples propagules, des conidies, de formes différentes. Pourtant les deux montrent entre elles une différence physiologique qui peut être mise en parallèle avec ce que BLAKESLEE a désigné par les signes (+) et (—) pour les hyphes de certains champignons hétérothalliques. Comme je considère le produit de la germination des deux spores comme des gamétophytes, je désigne celles-ci comme progamètes et l'ensemble des hyphes qui les produisent comme progamétoplaste.

Source : MNHN, Paris

L'hyphe formée par la germination de l'androspore est haploïde, c'est l'androgamétoplaste ou le prothalle mâle. En ce qui concerne la formation de thalles hétérogènes avec le gonidiophyte, la situation est pareille à celle du prothalle féminin.

Plusieurs auteurs décrivent la formation de *Collema* par suite de la pénétration dans des *Nostoc* des filaments formés par l'androspore.

Par contre une observation de HEDLUND 1895 [141] peut faire supposer que l'hyphe produite par l'androspore haploïde n'est pas apte à former des Collema, contrairement à l'hyphe produite par la conidie diploïde formée par le progamétoplaste qui produirait dans ces conditions un thalle normal (sans hyphe gonidiogène).

b) Le Gynogamétophyte, morphode femelle.

En germant, la gynospore produit de petits thalles formés exclusivement d'hyphes. Ce développement a été l'objet de tant d'observations et de cultures qui devaient démontrer l'exactitude de la théorie de SCHWENDENER qu'il n'y a pas lieu d'y revenir, les faits sont connus. C'est cette hyphe ou ce tissu d'hyphes produit par la gynospore que j'apelle le *Gynogamétophyte*. Ce gynogamétophyte en culture, MÖLLER [214], WERNER [337], de même que dans son développement naturel, MINKS [211], MÖLLER [214] produit sur certains filaments des renflements qui s'élèvent au-dessus du substratum dans lequel se trouve le tissu hyphique.

Je considère ces renflements comme des carpogones, car c'est d'eux que part la formation du zygote et du cystocarpe de la première génération. Il ne m'a pas été possible d'observer la fécondation de carpogones et la formation de zygotes. Celle-ci sera très difficile à observer dans la nature, et pour son observation des cultures s'imposent.

Cette fécondation peut probablement se faire de deux manières, soit que l'androspore s'accole directement au carpogone et le féconde par fusion des noyaux, soit qu'elle germe et forme des hyphes comme la gynospore. Les deux hyphes (+) et (—) peuvent se réunir par anastomose et produire directement les cellules terminales, desquelles part la formation des cystocarpes. L'élimination des gonidies comme gynogamète et leur substitution par une bipartition de l'androgamétophyte ne contenant pas de chlorophylle semblent indiquer la première évolution vers le parasitisme pur des champignons.

La gynospore et l'hyphe qui en procède par germination font partie de l'haplophase des Lichens.

Les « thalles-SCHWENDENER » que BORNET et d'autres ont cultivés ne sont donc pas formés par de l'hyphe diploïde comme les authentiques thalles des Lichens, mais par de l'hyphe haploïde. Certaines observations semblent pouvoir faire supposer que cette union symbiotique est capable de former une espèce d'hyphe gonidiogène ainsi que des apothécies. Les descriptions de cultures de BORNET ne donnent aucune indication à ce sujet, de même que sur la nature des spores qu'il

Source : MNHN, Paris

a vu se produire dans des apothécies, notamment si elles correspondaient à celles produites dans les thalles authentiques. Il a obtenu des genres de thalles avec d'autres substratums, notamment le protonema de mousses. ACLOQUE 1893 [2] dit des essais de synthèse de BORNET et de REES : Partant de ce principe que les essais n'ont pas été poussés assez loin, et qu'on n'a pas suivi dans leur compléte évolution, ou au moins jusqu'à l'apparition des apothécies les lichens créés par synthèse, il devient possible d'affirmer que les thalles rudimentaires formés par la réunion artificielle des hyphes et des prétendues algues, ne présentaient pas les caractéres qu'ils affectent normalement lorsque leur couche gonidiale est formée de cellules émanées des hyphes elles-mêmes. Dans cette hypothèse, les algues introduites ne joueraient plus le rôle d'organismes distincts, appelés à faire partie, sans rien perdre de leur autonomie, d'un être plus complexe, et à nourrir sans être épuisées, un hôte étranger : elles représenteraient simplement un support pour le lichen tout entier, avec ses hyphes et les gonidies qui en procédent ; elles seraient par suite assimilées à toute substance sur laquelle peut se développer la végétation lichénique.

La gynospore en culture pure donne de l'hyphe qui forme des espéces de thalles (WERNER), lesquels ne produisent que des conidies. D'après les cultures de BORNET, il semblerait qu'en présence de gonidies il se formerait des apothécies. Cette évolution serait alors à mettre au même rang que celle indiquée par KRABBE [186] dans les *Cladonia* où l'hyphe ascogène, une fois formée, peut redevenir végétative et pourtant former à la suite des apothécies. Alors que le thalle normal est formé par de l'hyphe diploïde, les thalles produits d'après BORNET seraient formés d'hyphe haploïde. D'après MOREAU [231] la formation du cortex serait due à la présence de gonidies, mais d'après WERNER [337] les thalles de ces hyphes forment aussi un cortex en absence de gonidies. De l'avis d'ARCANGELI 1875 [5] c'est la présence de gonidies qui produirait la faculté des hyphes de produire elles-mêmes des gonidies.

La présence de deux espèces d'ascogones chez certains lichens pourrait faire supposer que, comme chez les progamétoplastes, il y a formation de conidies et d'androspores, il pourrait se former dans l'hyménium des spores haploïdes et diploïdes.

Les thalles produits dans les expériences de BORNET sont pareils à ceux formés en masse dans la nature par les soredies. D'après TOBLER ces thalles restent incomplets s'il ne se trouve pas des conditions tout à fait spéciales. Il dit (Aus der Natur, VI, 1910, 11, p. 409) : « Les organes de reproduction végétative formés du Champignon et de l'Algue ensemble (sorédies) qui servent au *Cladonia* essentiellement à la multiplication, sont souvent capables de végéter pendant longtemps et d'augmenter dans les deux composants, mais sans former de lichen. Dans les cultures se trouvaient souvent des paquets d'hyphes largement multipliées et des couches d'Algues fortement développées, mais

Source : MNHN, Paris

ce n'est que dans des conditions tout à fait spéciales qu'un thalle se formait. Les facteurs qui déterminent leur formation sont encore inconnus ».

La germination des gynospores serait d'après WERNER 1927 [337] dépendante de la saison. D'après les quelques essais de germination que j'ai eu l'occasion de faire, j'ai plutôt l'impression que la germination ne dépend qu'indirectement de la saison, mais que le facteur déterminant est l'intensité et surtout la longueur du temps d'éclairage par jour, car des spores de Lichen conservés pendant un et même deux ans dans l'herbier germent parfois très bien, mais seulement lorsque l'éclairage a atteint une certaine durée par jour. Comme les spores sont produites plus ou moins pendant toute l'année ce ne peut être la durée du repos de la spore qui entre en ligne de compte. En hiver, même en un local chauffé, je ne suis jamais arrivé à faire germer des spores, tandis qu'à partir du mois d'avril, par temps clair, la germination des spores de *Physcia stellaris* se fait à partir du deuxième ou troisième jour. Si le temps reste couvert, la germination peut retarder de 2 à 3 semaines. SPEERSCHNEIDER 1853 [285] qui avait semé des spores de l'*Anaptichya ciliaris* au mois de novembre ne put constater aucune germination jusqu'au mois d'avril et ce n'est qu'au mois de juin qu'il constata la germination. Ce besoin de lumière varie naturellement selon les espèces.

La membrane de la spore est formée de cellulose et constitue une réserve de nourriture pour les filaments de la germination jusqu'à ce que ceux-ci aient trouvé un substratum cellulosique sur lequel ils vivront en saprophytes. A ce sujet il est intéressant de noter que VOUCK 1915 [323] a montré que la membrane des spores ne donne pas la réaction de chitine comme les hyphes. Par contre il serait intéressant de savoir si les androspores donnent cette réaction telle que VIEHOEUVER l'a observé pour les bactéries. Je n'ai trouvé aucune indication à ce sujet.

TULASNE 1852 [318] donne sur la germination des spores les détails suivants : Les germes filiformes des spores ne sont qu'une extension de leurs endospores et ils n'empruntent rien à l'épispore, dans laquelle ils sont contenus librement. Mais cette épaisse membrane épisporique subit alors une altération dans sa nature en composition chimique, car elle se colore en jaune brun dans la teinture d'iode, tandis qu'elle n'en recevait aucune coloration auparavant. Cette modification de l'épispore s'opère d'abord là où il est traversé par les germes naissants : c'est-à-dire au devant des nucléus, et que de ces points elle se propage à toute sa masse.

Dans l'*Ochrolechia parella*, ce n'est non l'endospore, mais l'épispore qui produit les nombreux filaments de germination. L'endospore n'est pas directement relié à ces filaments. Voir aussi DE BARY 1866 [23] pour ce dernier sujet.

La transformation de la membrane en glycogène ou en un corps semblable correspond donc à la transformation qui se produit par

Source : MNHN, Paris

exemple dans la germination du blé par l'action de la diastase. La nutrition saprophyte des hyphes des prothalles ne forme qu'une continuation de ce procédé, et les cultures des mycéliums issus de spores de *Parmelia* que Bonnier 1889 [48] a faites sur des protonema de mousses ne présentent aucune différence avec les prothalles que les Lichens produisent dans la nature où les mousses sont un substratum fréquent pour cette génération.

Ce fait concorde absolument avec les constatations de Stahlecker 1903 [291] et de Beckmann 1907 [33] qui n'ont jamais trouvé de spores germant, notamment du *Rhizocarpon geographicum* et d'une série d'autres espèces, sur les rochers où elles poussent. Le premier n'a trouvé qu'une seule fois une spore du *Rhizocarpon* en germination sur du vieux bois.

Tant que le gynogamétophyte pousse seul en l'absence de l'androgamétophyte, il n'y aura que production d'hyphes et éventuellement d'homophytes comme nous allons le voir plus loin, mais aucune production de cellules vertes. Ce fait est constaté par les nombreux essais de culture qui ont été faits pour essayer de prouver l'exactitude de la théorie de Schwendener et que j'ai déjà cités à différentes occasions.

J'insiste plutôt sur les faits qui ont été constatés dans la nature et qui se rapportent à notre sujet.

Frank 1874 [113] dit que le jeune thalle de l'*Arthonia astroidea* est composé d'une couche d'hyphes qui est et reste souvent sans gonidies quelquefois même jusqu'à la formation d'apothécies. Il serait à rechercher si ces apothécies sont des cystocarpes et de quelle façon elles se forment en absence de gonidies. D'après ce même auteur (1877 [114]) le *Chroolepus* (gonimie !) manque dans les jeunes thalles de l'*Arthonia radiata* qui sont uniquement formés par des hyphes. Dans les plus jeunes thalles on voit à l'intérieur de la couche corticale extérieure des hyphes extrêmement fines et hyalines qui n'ont que 0,5 μ d'épaisseur et sont sinueuses et tout à fait irrégulières, par ci par là avec des ramifications dichotomes, mais ne formant pas un vrai tissu. L'*Arthonia dispersa* et l'*A. punctiformis* ne sont toujours composés que d'hyphes. Ce sont des Lichens qui durant toute leur vie, restent sans gonidies (ou probablement plutôt des prothalles de Lichens). Le thalle du *Graphis scripta* est au début également sans gonidies et le *Chroolepus* (gonimie !) n'y pénètre que plus tard, comme dans l'*Arthonia vulgaris*.

Si Zukal 1895 [360] affirme que les prothalles de nombreuses espèces de *Placynthium*, *Rhizocarpon*, *Buellia* et *Rinodina* peuvent se maintenir pendant des années sans « algues », il s'agit sans doute des cystocarpophytes de ces espèces. Il cite en outre les Formae saprophilae des *Buellia disciformis* et du *Cyphelium tigillare* que l'on doit aussi trouver dans les *Calycium*, *Lecidea*, *Arthonia* et *Thelecarpon*. Tobler 1920 [310] attire également l'attention sur le fait que la présence des « champignons des Lichens » est très répandue dans la nature.

Source : MNHN, Paris

Le Zygote.

Certains renflements que l'on trouve sur les hyphes des gamétophytes semblent bien être des carpogones ainsi que Schmitz 1883 [269] désigne chez les *Floridées* la cellule femelle. Au moment de sa maturité elle contient un riche protoplasme avec un grand nucléus distinct, quelquefois des chromatophores ou dans d'autres cas elle est complètement hyaline. Il désigne comme branche carpogène la ramule, dont la dernière cellule se transforme en zygote. Les cellules de ces ramules sont parfois toutes un peu grossies et plus ou moins riches en plasme. Le plus souvent c'est la cellule terminale, la cellule hypogène, qui se distingue des autres par un développement plus fort.

La fusion des Gamétophytes.

Les observations qui pourraient être interprétées dans le sens d'une fusion des gamétophytes sont rares.

Dans la description de l'holophyte du *Rhizocarpon geogr.* j'ai déjà mentionné la fécondation directe des spores murales de cette espèce par les septidies, formées par les androspores. Ce n'est pas un cas unique, la fécondation à cette place se retrouve dans d'autres Lichens où elle donne lieu à la formation de gonidies hyméniales. Je n'ai jusqu'à présent constaté cette fécondation que pour des spores murales et je vais en donner les détails pour deux espèces.

Dans le *Solorina saccata* la réunion des deux gamètes dans l'asque se fait encore différemment. L'asque débute sous forme de cénocyste qui peut comme tel atteindre la taille de l'asque mûr. Avant la pénétration des septidies dans l'asque, le plasme, finement granulé, n'est pas coloré par le Soudan. Lorsque le cénocyste est envahi par les septidies, celles-ci sont, aussi à l'intérieur de l'asque colorées en rouge par le Soudan. Les spores commencent alors à se développer en quatre points du plasme et tandis qu'elles évoluent vers la spore définitive, les septidies sont peu à peu résorbées. Elles ont complètement disparu lorsque les quatre doubles cellules à membrane mince et à contour simple (primordiums des spores) ont achevé leur développement et se sont transformées en quatre ascospores bicellulaires à enveloppe épaisse. Ces spores doivent donc être considérées comme zygotes, et de leur germination doit directement se former le cystocarpophyte.

LES GONIDIES HYMÉNIALES.

Plusieurs auteurs ont signalé la présence de gonidies dans les fructifications de divers Lichens. Nylander en signale dans le *Lecidea contigua* (*calcarea*), Fuisting dans les jeunes apothécies du *Blastenia ferruginea*, *Catillaria lutosa* et d'autres *Lécanorés*. Arcangeli a trouvé des granules de phycocbrome dans l'hyménium de quelques Lichens, tels que le *Leptogium microphyllum*, *Pannaria triptophylla* et d'au-

Source : MNHN, Paris

tres. STAHL de même que MOREAU ont constaté leur présence dans les jeunes fructifications du *Leptogium microphyllum* et d'autres *Collemacés.*

Dans tous ces cas, il s'agit de gonidies thallines qui ont été amenées par hasard dans l'hyménium. De par leur origine, elles sont complétement différentes des vraies gonidies hyméniales. Celles-ci ne sont propres qu'à un nombre restreint de Lichens pyrénocarpes des genres *Staurothele* et *Thelenidia,* à thalle crustacé, et des *Endocarpon* et *Pyrenothamnia* à thalle foliacé resp. fruticuleux. Elles s'y trouvent réparties en grande quantité entre les thèques dans leurs périthécies. Pour nos régions, seuls les *Staurothele* et les *Endocarpon* nous intéressent.

KOERBER est sans doute le premier qui ait signalé les vraies gonidies hyméniales dans le *Stigmatoma (Staurothele) spadiceum ;* il les considérait comme des sporoblastes. C'est NYLANDER qui, plus tard, leur a donné le nom de gonidies hyméniales et les indique pour quatre espèces de Lichens : *Endocarpon pallidum, E. pusillum, Staurothele clopima* et *St. hymenogonia.*

Dans un ouvrage récent sur les Lichens d'Europe ZSCHACKE décrit 31 espèces de *Staurothele,* dont 19 avec des gonidies hyméniales globuleuses et 12 à gonidies allongées. Des 7 espèces d'*Endocarpon* 4 ont des gonidies globuleuses et 3 des gonidies allongées. L'unique espèce des *Pyrenothamnia* (Amérique du Nord) possède des gonidies allongées, de même que l'unique *Thelenidia.*

Cette dernière espèce a des spores simples, alors que toutes les autres espèces ont des spores murales. Je n'ai pas pu contrôler la formation des gonidies hyméniales du *Thelenidia,* mais leur présence étant très irrégulière dans l'hyménium, il est à supposer qu'il pourrait bien s'agir d'autre chose que de vraies gonidies hyméniales : dans toutes les autres espèces elles se trouvent d'une façon régulière et en abondance.

Parmi les coupes de périthécies de *Staurothele* que FUISTING a examinées il en décrit et en dessine une contenant des gonidies thallines. Il la considérait comme une coupe à travers une jeune fructification et en concluait que les gonidies hyméniales dérivaient des gonidies thallines. WINTER a démontré l'erreur de FUISTING et dit qu'il ne s'agissait pas d'une coupe centrale à travers une jeune périthécie, mais d'une coupe sur le bord d'une périthécie mûre. Néanmoins il se rallie à la conception de FUISTING sur l'origine des gonidies hyméniales.

Lors de l'éjaculation des spores chacune entraîne quelques-unes de ces gonidies, collées par la gelée hyméniale. D'après les cultures faites par STAHL avec l'*Endocarpon pusillum,* les filaments hyphiques issus de la germination des spores, les entourent de leurs ramifications et forment un nouveau thalle ; les gonidies hyméniales se transforment par ce contact avec l'hyphe en gonidies thallines. En outre il a constaté que les gonidies thallines du *Staurothele rugulosa* en culture pure se transforment en gonidies hyméniales. Il en conclut que

Source : MNHN, Paris

dans les périthécies celles-ci dérivent aussi des gonidies thallines. L'enchaînement de ces faits semble confirmer la théorie de SCHWENDENER sur la biomorphogenèse des Lichens.

Nous allons voir que la nature et l'origine de ces gonidies hyméniales sont toutes différentes de celles des gonidies du thalle. Alors que ces dernières sont produites par l'hyphe gonidiogène et les ormodies, les gonidies hyméniales sont produites par l'union des spores (gynogamétophyte) avec les androspores (androgamétoplaste).

LA TRANSFORMATION DES SPORES EN GONIDIES HYMÉNIALES.

KOERBER a déjà signalé en 1874 que les spores des Lichens du genre *Staurothele* n'engendrent pas des hyphes, mais des éléments gonimiques. Il n'a certainement pas dû se rendre compte des détails de ce phénomène, mais son observation est exacte sous certaines réserves.

Mes recherches m'ont permis de constater que les gonidies hyméniales dérivent du contenu des thèques, soit des spores, soit de leurs globules embryonnaires ou de tous stades intermédiaires. Le changement dans l'évolution normale du contenu des thèques, ayant comme conséquence la production de gonidies hyméniales au lieu de spores, peut débuter à n'importe quel moment de leur développement. Il peut se produire dans des thèques où l'on distingue à peine la vésicule embryonnaire des jeunes spores, de même que dans les spores mûres.

Les différents stades de cette transformation ne peuvent être bien observés au microscope que sur des préparations colorées. J'ai obtenu les meilleurs résultats avec une coloration double de Nucplascoll et de Soudan III dans de l'acide lactique (1). Les coupes des périthécies sont faites et traitées de la même façon que pour la recherche des stylospores (2). Puis on laisse agir sur la préparation quelques gouttes de solution de Nucplascoll pendant environ une demi-heure. On enlève le surplus du liquide avec du papier buvard, et on refoule le reste du colorant par une goutte d'acide lactique saturé de Soudan. Dans ces conditions la coloration du Nucplascool ne se maintient que pendant quelques heures, suffisamment longtemps pour l'observation, mais non pour des préparations à conserver.

Le développement de la thèque sporogène ne présente rien de particulier et correspond à l'évolution normale des thèques dans des espèces semblables. Il peut être représenté par une série continue de stades successifs, allant du premier gonflement de la cellule terminale de l'hyphe ascogène, jusqu'à la thèque contenant des spores mûres.

(1) Solution de 2 p. 100 de Nucplascoll (HOLLBORN) dans de l'eau. *Mikroskopie für Naturfreunde*, 1928, VI, cahier 12.
Soudan III en solution saturée dans de l'acide lactique. GUÉGUEN (F.), *Bull. Soc. Mycol. de France*, 1906, XXII, p. 224.
(2) SCHMIDT (A.). — La production des stylospores dans les apothécies de Lichens. — *Revue bryologique et lichénologique*, 1938, XI, p. 31-39.

Source : MNHN, Paris

L'évolution de la thèque gonidiogène se présente de manière toute différente, car elle varie selon le moment auquel est intervenu le changement de son évolution sporogène en gonidiogène. En principe ce changement semble pouvoir se produire à n'importe quel moment, mais j'ai l'impression que dans certaines espèces il se fait de préférence sur de jeunes thèques, dans d'autres ce sont surtout des spores plus ou moins développées qui sont transformées.

Dans les thèques sporogènes les spores, ainsi que les cloisons de leurs loges sont nettes ; l'aire entre la spore et la membrane de la thèque est claire et limpide. Dans les thèques gonidiogènes les contours et cloisons des spores sont flous, comme rongés et disparaissent plus ou moins. L'espace entre la membrane de la thèque et les spores est trouble, plus ou moins granuleux et son contenu se colore en vert par le Nucplascoll.

Cette altération de la transparence du contenu de la thèque a déjà été constaté par MEYER 1825 [208] qui dit au sujet de l'*Endocarpon* : Ce changement ne touche souvent que l'une ou l'autre spore transparente, ou qu'une partie d'une spore ; mais parfois il est général. On peut voir, incluses dans de grandes spores des petites cellules de l'aspect de spores, souvent de différentes tailles jusqu'à la dimension d'un point.

Dans les préparations colorées au Soudan, il est extrêmement simple de distinguer les thèques sporogènes des thèques ou spores gonidiogènes grâce aux gouttes d'huile colorées en orange que ces dernières contiennent à tous les stades de leur développement. Dès que l'on constate la présence de ces gouttelettes dans une thèque, spore ou primordium d'une telle, le développement ne mènera plus à des spores mais à des gonidies hyméniales.

Quelle est la cause de cette double évolution ?

Il est évident qu'elle ne peut pas être provoquée par une faculté innée au Lichen qui, selon les circonstances internes ou externes, déterminerait un développement dans un sens ou dans un autre, car même des spores mûres, n'ayant plus aucune connexion avec l'hyménium qui pourrait influencer leur développement, peuvent subir ce changement.

Nous avons vu que le plasme entre les spores et la membrane de la thèque est clair et limpide dans les thèques sporogènes, que par contre il est trouble dans les thèques gonidiogènes. Dans des préparations non colorées les constatations possibles s'arrêtent à cela. Mais si nous examinons des préparations colorées au Soudan, ou mieux encore avec de la Fuchsine, nous remarquons que dans les périthécies qui ne contiennent *que des thèques sporogènes*, le plasme autour des spores est absolument clair et la surface de leur membrane extérieure complètement lisse.

Dans les hyméniums qui contiennent aussi des thèques gonidiogènes, ce plasme est trouble et sur la surface des thèques on remarque, surtout à leur extrémité supérieure, un très grand nombre de

Source : MNHN, Paris

minuscules cellules isolées, groupées ou formant une espèce de plectenchyme.

Ce sont des androspores ou le produit de leur septation, des septidies, qui fécondent la spore (gynospore) jeune ou développée et provoquent la formation des cellules vertes, le cystocarpophyte. Le plasme des cellules de l'androspore est coloré en orange vif par le Soudan III, en rouge par la fuchsine et en bleu foncé par le bleu de coton.

Nous avons déjà vu à la même place cette union du gyno- et androgamétophyte chez le *Rhizocarpon geographicum*.

Nous retrouvons les mêmes points fortement colorés en orange par le Soudan à l'intérieur des cellules dans les thèques ou spores en transformation et uniquement dans celles-ci. A certains stades ces points montrent une grande mobilité à l'intérieur des cellules, même dans des échantillons pris sur des lichens conservés depuis des années en herbier.

Lorsque le changement de développement se fait sur des thèques très jeunes, l'évolution est la suivante :

Le premier indice de la formation des spores dans les jeunes thèques est un globule hyalin (*Staurothele clopima*, fig. 26 S. 1-4) dans lequel, lorsqu'il est coloré au Soudan on décèle deux couches concentriques. Ces couches se colorent avec la même intensité, mais sont séparées par une ligne de démarcation très nette, et selon la mise au point du microscope, elles apparaissent alternativement plus claires ou plus foncées.

Dans les hyméniums contenant des « septidies oranges » (*Staurothele clopima*, fig. 26 G. 2A-2F) nous voyons celles-ci pénétrer dans la couche périphérique de ce globule, où elles restent, sans avancer dans la partie centrale. Ces points s'agrandissent et se multiplient, sans doute aux dépens de la partie centrale qui devient de plus en plus petite et finit par disparaître. Il ne m'a pas été possible de déterminer si à chacune de ces gouttelettes d'huile, correspond une septidie pénétrée dans le globule, ou si elles dérivent d'une seule septidie qui se multiplie par scission. Il est à supposer que les deux processus interviennent simultanément, car lorsque le noyau a disparu le nombre des gouttelettes continue à augmenter.

Dans la progression du développement il se forme autour de chaque gouttelette une membrane qui est ensuite séparée par une aire de plasme de la goutte initiale qui reste au centre de la jeune cellule. Celle-ci s'agrandit, de même que le noyau qui, au début est encore coloré en orange par le Soudan, mais qui par la suite devient de plus en plus vert et se colore moins. Finalement le protoplasme, teinté de vert, s'étend jusqu'à la paroi de la cellule, qui à ce moment ne contient plus qu'un ou deux points minuscules qui se colorent encore avec du Soudan : la gonidie hyméniale (ou le cystocarpophyte) est formée. La multiplication se fait soit par scissions successives (*Staurothele*), soit par formation intercellulaire de nouvelles cellules (*Endocarpon*).

Source : MNHN, Paris

Dans ce dernier cas il se forme ainsi des agglomérations d'un assez grand nombre de très petites cellules vertes, entourées de la membrane mère. Celle-ci se résorbe, et les jeunes gonidies libérées croissent jusqu'à ce qu'elles aient la taille normale des gonidies hyméniales.

Staurothele rugulosa Arn. (fig. 25).

Les thèques de cette espèce contiennent huit spores. Comme la transformation débute à la partie supérieure de la théque, là où les septidies arrivent en premier lieu, on peut trouver toute la suite de l'évolution réunie dans une seule théque. En *A*, les contours des spores sont indiqués dans la position où elles se présentaient dans la coupe de l'hyménium. Les spores sont presque exactement dans la position dans laquelle elles se trouvaient dans la membrane de la théque. Celle-ci est entièrement résorbée, de sorte qu'on ne peut plus en reconnaître le contour.

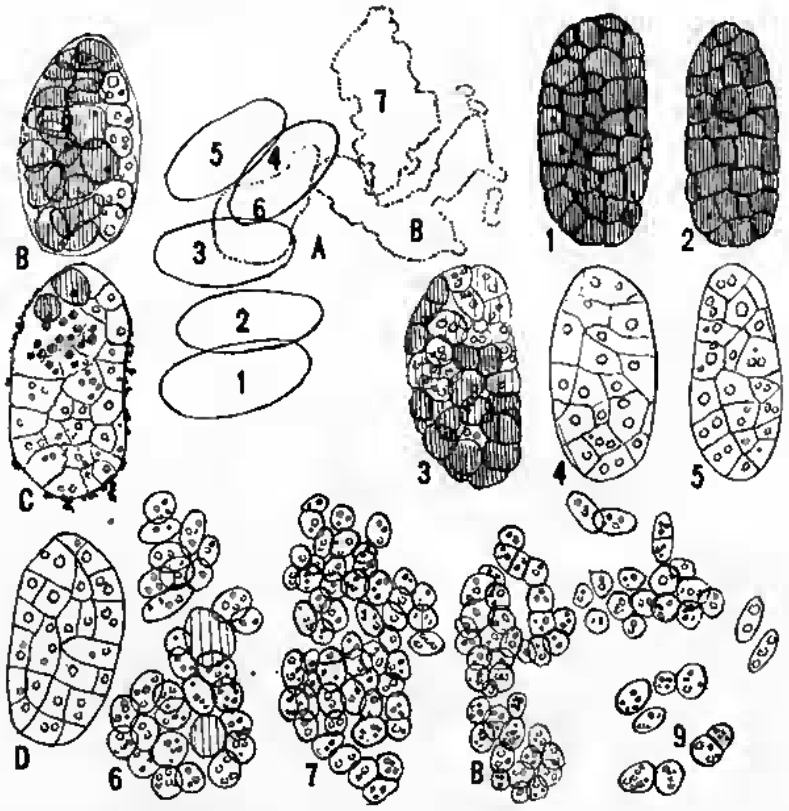


Fig. 25. — *Staurothele rugulosa* Arn. × 730.
A. Les huit spores d'un asque sporogène se transformant en gonidies hyméniales.
1-8. Les mêmes huit spores séparément.
9. Gonidies hyméniales.
B-D. Autres spores partiellement transformées.

Source : MNHN, Paris

En 1-8 les mêmes spores sont reproduites isolément à un plus fort grossissement. Les spores 1 et 2 sont intactes, tout au plus la membrane de l'une ou l'autre loge est-elle légérement corrodée, un peu floue. Dans la spore *3* nous apercevons des noyaux verts dans quelques loges devenues incolores et transparentes. Ces loges ne sont plus que faiblement colorées par du Soudan ; les autres sont d'un jaune intense. Les spores *4* et *5* ne contiennent plus aucune loge colorée fortement en jaune. Les loges qui, avant leur transformation, étaient fortement colorées sont encore nettement reconnaissables à leurs contours. Dans chaque loge il y a un ou plusieurs noyaux verts. La forme extérieure de la spore est intacte.

La spore *6* n'a plus conservé que partiellement sa forme primitive, alors que les loges, transformées en cellules plus arrondies, à contenu vert, se disloquent et commencent à se répandre dans la gelée hyméniale. Les cellules des spores *4* à *6* ne sont plus colorées que très faiblement par du Soudan : leur forme se rapproche de plus en plus de celle des gonidies hyméniales. Dans les spores *7* et *8* la forme définitive des gonidies *9* est atteinte par certaines cellules.

La cohésion entre les cellules est presque détruite ; toutes ont évolué en gonidies autonomes. Les fig. B-D montrent trois spores provenant du même hyménium et se trouvant à peu près dans la même phase que les spores 3 et 4.

Dans la fig. C les septidies collées à la surface de la spore sont indiquées, tandis que dans les autres dessins elles ont été négligées pour plus de clarté.

Staurothele clopima, Th. Fr. (fig. 26).

Les figures *S.* 1-8 donnent l'évolution de la thèque sporogène. Remarquons en *S.* 1-4 le globule dont l'enveloppe concentrique est invisible sans coloration, et en *S.* 5-8 la netteté des contours des spores et de leurs loges, ainsi que la clarté de l'aire entre les spores et la membrane de la thèque ; on n'y trouve aucune goutte d'huile colorée en orange.

En *G.* 1-8 l'évolution d'une thèque est donnée, telle qu'elle se présente lorsque la transformation intervient dès sa première jeunesse. Les septidies qui se trouvent sur les membranes des thèques n'ont pas été dessinées.

En *G.* 1 nous voyons une jeune thèque dont le primordium des spores contient les premières gouttelettes d'huile colorées en orange. Dans *G.* 2 on voit dans la thèque les deux cellules desquelles se formeraient les deux spores. Dans celle du haut on voit les deux couches qui composent le globule. La plus grosse des septidies oranges se trouve à l'intérieur de la couche périphérique qui entoure le noyau, les autres plus petites sont encore à l'extérieur de la membrane. Les fig. 2A-2F montrent l'évolution des gouttes d'huile dans les globules qui sont seuls dessinés, sans les thèques. Le noyau, encore visible

Source : MNHN, Paris

en 2A-2C a disparu dans 2D-2F. Les stades 2E et 2F correspondent à peu près à celui dessiné avec la thèque en 5. Les fig. G. 3-8 montrent la progression de l'évolution des thèques gonidiogènes. Les fig. A-D sont des thèques dont la transformation n'a commencé qu'à un moment où les spores étaient déjà plus ou moins développées.

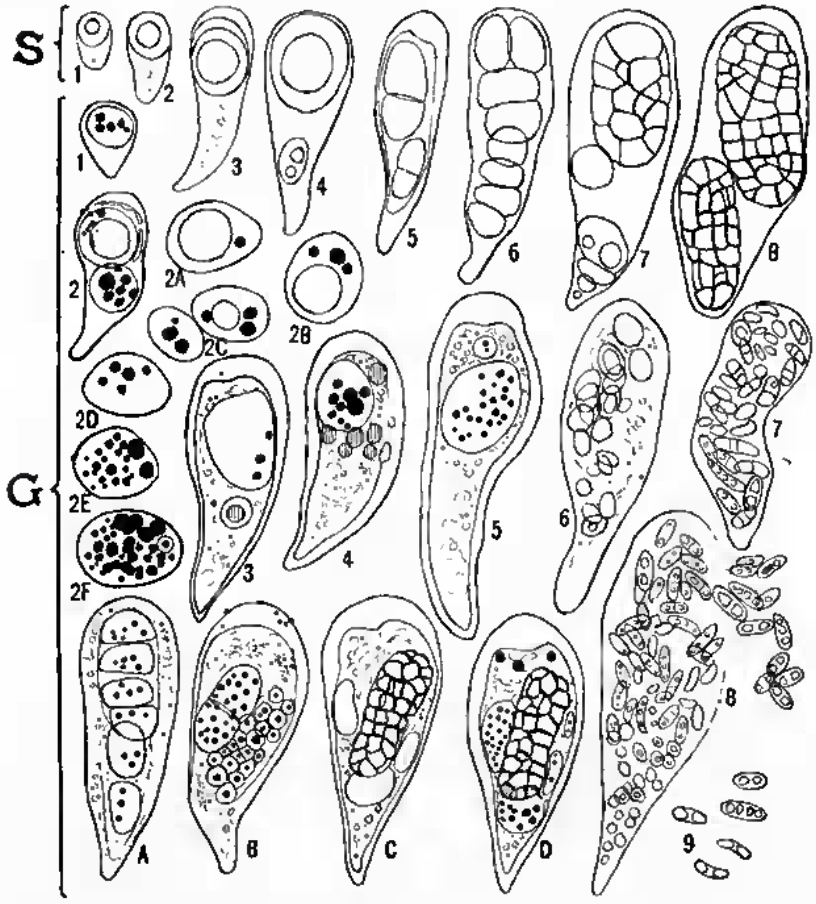


Fig. 26. — *Staurothele clopima* Th. Fr. × 420.
S. 1-8. Evolution des asques sporogènes.
G. 1-8. Evolution des asques gonidiogènes.
9. Gonidies hyméniales.
A-D. Asques sporogènes en transformation.

Dans la thèque fig. G.B. la transformation du globule sporogène de gauche a commencé avant que les loges ne soient formées. Son évolution correspond environ à celle donnée en G. 2A-2F. Les gouttelettes d'huile ne peuvent pas être décelées sans coloration. Dans la spore de droite les loges étaient déjà formées quand la transformation a commencé. Par place on reconnait encore leur structure anguleuse ;

Source : MNHN, Paris

chez la plupart la grosse membrane de la loge est plus ou moins dissoute et résorbée, et les cellules présentent des formes arrondies. Au milieu chacune contient une goutte colorée en orange. A l'extrémité supérieure de la thèque il y a, adhérant à la membrane, quelques septidies qui se colorent de la même façon.

En *G.C.* et *G.D.* la même thèque est représentée, en C colorée avec du Nucplascoll et en D après coloration avec du Soudan, succédant à la première coloration. La différence porte surtout sur les parties hyalines, dans lesquelles rien de particulier n'apparaît après la première coloration. La coloration au Soudan fait ressortir dans toutes ces parties des points oranges, ainsi que dans quelques loges de la spore encore peu attaquée. Sur la membrane de la thèque on aperçoit quelques septidies.

Dans la thèque *G.7* la membrane n'est pas encore résorbée, son contour est encore visible, et un certain nombre des cellules vertes ont nettement la forme des gonidies hyméniales. Leur disposition dans la thèque correspond encore à la forme des deux spores. Dans l'agglomération de gonidies hyméniales *G.8* le contour de la thèque ne peut plus être reconnu, il peut tout au plus se deviner à la forme de l'amas des gonidies. Il m'a cependant été possible de faire apparaître les contours de la thèque en bleu clair par un traitement avec une solution d'iode très diluée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V.

LES HOMOPHYTES OU GÉNÉRATIONS AUXILIAIRES.

Nous venons d'examiner l'évolution des générations principales des Lichens avec leurs morphodes, les gynophytes et les androplastes que l'holophyte des Lichens doit traverser pour arriver du zygote à la formation d'un nouveau zygote. Cette évolution cyclique est indispensable à la reproduction, elle maintient l'espèce par rajeunissement et fécondation, mais ne produit qu'un nombre restreint d'individus.

Pour assurer la propagation de la plante, chaque morphode est douée de la faculté de se reproduire de façon homogène, chaque nouvelle génération n'étant qu'une reproduction purement végétative de la précédente. Ces homophytes qui jouissent d'une très grande autonomie vis-à-vis des générations du cycle principal auxquelles elles appartiennent, peuvent théoriquement se reproduire à l'infini.

J'ai appelé ces cycles des homophytes et des homoplastes : cycles des générations auxiliaires. Ce sont les cycles des générations homogènes de Strasburger, les générations facultatives de De Bary, les générations à répétition (Wiederholungsgenerationen) de Nägeli, les générations potentielles de Vines, ou encore les alternances homologues des générations de Celakowsky.

Il faut distinguer trois groupes de cycles : le groupe des homogynophytes, celui des homoandrophytes ou homoplastes, et le cycle mixte des homothalles. Correspondant aux gynophytes, nous avons l'homocystocarpophyte, l'homozoosporophyte ou homogonimium, l'homoprogonidiophyte, l'homogonidiophyte et l'homogynogamétophyte, et correspondant aux androphytes ou plastes nous avons l'homoormodioplaste, l'homoprogamétoplaste, l'homomioplaste et l'homoandrogamétoplaste.

Tous ces homophytes sont connus et décrits sous le nom d'algues ou de champignons. Les homogynophytes se présentent sous des formes gloeocapsoïdes, protococcoïdes, trentepohloïdes, cladophoroïdes, ulvelloïdes, nostocoïdes et stigonemoïdes ; parmi les homoplastes, ce sont plutôt les formes cyanophycoïdes qui dominent, les gloeocapsoïdes, lynghyoïdes, nostocoïdes, scytonemoïdes, rivularioïdes, stigonémoïdes et, dérivant de ces dernières, des formes jungermannoïdes.

Ces générations servent uniquement à l'augmentation du nombre des individus de chaque morphode. Elles ne rentrent dans le cycle des générations principales que lorsqu'il y a fusion entre l'homogynophyte et l'homoplaste correspondant, et production d'une spore de

Source : MNHN, Paris

laquelle sortira la génération suivante du cycle principal. Je donne en exemple une description sommaire de chaque espèce d'homophytes, en tenant compte essentiellement des spécimens du schéma.

Les Homogynophytes.

L'homocystocarpophyte ou homophyte de la première morphode ressemble aux cellules extérieures du cystocarpe, desquelles il procède directement chez certaines espèces. J'ai également pu observer que dans le cystocarpe, il peut y avoir production de deux espèces de spores (*Rhizocarpon geographicum*, par ex.), les unes hyalines, desquelles sortira le gonimiophyte, les autres brunes qui produisent le mioplaste. Cette spore ou cellule. pour produire l'homophyte, se partage en deux, quatre, etc... et forme finalement des agglomérations de nombreuses cellules de même taille, et de même aspect que celle dont elles sont issues. Ces agglomérations se désagrègent, et chaque cellule peut recommencer le même cycle. Cet homophyte semble pouvoir produire des carpospores sans fusion avec un hyphoplaste ; du moins n'ai-je jamais observé dans cette génération de phénomène que j'eus pu interpréter comme une fusion ou mixtion (fig. 3).

L'homozoosporophyte ou homogonimiophyte, homophyte de la troisième morphode (gonimie) a, dans beaucoup d'espèces, une forme protococcoïde. Il faut une certaine expérience et connaissance des formes pour pouvoir dans ce cas le distinguer des gonidies. C'est pour cette raison que j'ai choisi dans le schéma (fig. 1) la forme trentepohloïde, forme fréquente et plus caractéristique.

La gonimie trentepohloïde produit de la façon connue chez le *Trentepohlia umbrina* (1) des zoospores, sans qu'il y ait eu fusion avec l'hyphoplaste, dans quel cas il y aurait formation de gonimiospore. Ces zoospores, après leur sortie du zoosporange, peuvent se mouvoir librement pendant quelque temps dans l'eau. Après s'être fixées, elles s'agrandissent et reproduisent un homophyte du même aspect que la gonimie, connue sous le nom de *Trentepohlia*. Cette reproduction par zoospores se fait à certaines époques à côté de la multiplication purement végétative.

Une fusion avec le mioplaste produit une gonimiospore au lieu de zoospores et le zoosporophyte rentre dans le cycle principal.

Parmi les homozoosporophytes on trouve des formes protococcoïdes, trentepohloïdes, et surtout des gloeocapsoïdes.

L'Homogonidiophyte ou homophyte de la 5ᵉ morphode procède des progonidies ou des gonidies mêmes, lorsque celles-ci sont séparées par hasard du thalle. Leur libération du thalle est peut-être moins fréquente que celle des gonimies, le tissu hyphique qui les retient étant d'ordinaire plus dense que celui du périthalle. Toutefois, les

(1) Le *Trentepohlia umbrina* n'est autre chose que l'homogonimie d'un Lichen, le plus souvent d'une *Graphidée*, où le « *Trentepohlia* » n'est pas gonidie, mais gonimie.

Source : MNHN, Paris

homogonidiophytes se trouvent assez fréquemment dans la nature. On rencontre toutes les formes que la Lichénologie désigne par « Algues » formant gonidies des Lichens, à l'exception peut-être des *Trentepohlia* qui semblent toujours appartenir au périthalle.

L'Homogynogamétophyte. Le gynogamétophyte issu de la gynospore est presque toujours saprophyte sur bois, écorce, mousse, lichens, etc... Il a la faculté de produire un homophyte. WERNER [337] et MOELLER [214] ont obtenu dans des cultures minutieuses la formation de conidies sur les hyphes primaires issues de la spore. Les conidies ont produit de nouveaux thalles d'hyphes primaires. Il n'y a aucune raison pour ne pas admettre que, dans des conditions propices, la même chose se produise dans la nature. Ce sont les thalles de Lichens sans gonidies que l'on trouve dans la nature, surtout dans les genres *Graphidées*.

LES HOMOANDROPHYTES OU HOMOPLASTES.

J'ai suivi moins exactement les hyphoplastes, ainsi que je l'ai exposé plus haut. On y trouve surtout des formes gloeocapsoïdes, microcystoïdes, lyngbioïdes, scytonémoïdes, stigonémoïdes et jungermannoïdes. Les premières se reproduisent à la manière des « algues ». Elles forment des hormogonies, et chez les formes se rapprochant des Jungermannia, on trouve des propagules. Je l'ai notamment constaté pour le mioplaste du *Cladonia papillaria* et du *Psoroma hypnorum*. L'existence de cycles des homoplastes, du moins pour certaines espèces, ne fait pas de doute.

En principe, le mioplaste et l'ormodioplaste peuvent chacun se reproduire en cycle homogène. Toutefois, il faut que l'androphyte soit développé d'une façon suffisamment autonome, et ne soit pas resté au stade de simples filaments sporogènes.

L'homoprogamétoplaste est l'homophyte de l'hyphe de la médulle. L'androgamétophyte, hyphoplaste formé par la germination de l'androspore, peut produire des conidies (MÖLLER [214]). En germant, celles-ci reproduisent un homogamétoplaste. Il existe donc également un cycle homophytique de cet androphyte.

LES HOMOTHALLES.

La formation des homothalles peut avoir lieu de plusieurs façons : a) par la combinaison des hyphes provenant de la germination des gynospores avec des gonidies ordinaires il se forme le homogynogamétothalle. b) L'homoandrogamétothalle se forme par des hyphes provenant des androspores (androgamétophyte) en combinaison avec des gonidies. c) L'homoprogamétothalle par des hyphes d'origine thalline, rhizine, etc. (progamétoplaste) avec des gonidies ; d) par des propagules formés spécialement par le thalle sous forme de sorédies ou isidies selon la combinaison sub. c.

La formation de l'homogynogamétothalle par l'union du gyno-

Source : MNHN, Paris

gamétophyte avec des gonidies a été réalisée dans de nombreuses cultures faites dans le but de donner un appui à la théorie de SCHWENDENER, notamment par BORNET 1873 [52] ; TREUR 1874 [316] ; BORZI 1875 [56] ; STAHL 1877 [290] ; ARCANGELI 1878 [6] ; BONNIER 1886 [42, 43] ; 1887 [44] ; 1888 [46] ; 1889 [47] ; TOBLER 1925 [308] ; WERNER 1927 [337] ; 1931 [340].

Il ressort de ces essais que lorsque l'on réunit en culture des spores et des gonidies (ou en d'autres termes le gynogamétophyte et l'homogonidiophyte) provenant les deux d'une même espèce de Lichen, on obtient des thalles qui peuvent fructifier. Par contre l'on n'obtient pas la formation d'un thalle si l'on met en présence le gynogamétophyte et le gonidiophyte de deux espèces différentes. Dans ce cas on obtient éventuellement le développement saprophytique du gynogamétophyte sur un gonidiophyte étranger qui lui sert de substratum (ARCANGELI, BORNET, TREUB, BONNIER, WERNER) mais jamais la formation d'un vrai thalle.

En principe, chaque morphode peut donc produire à elle seule un cycle d'homophytes, et se multiplier à l'infini. Mais le gonidiophyte possède pour le thalle un cycle spécial. C'est un cycle mixte, auquel participent l'homogonidiophyte et l'homoprogamétoplaste ; c'est donc un homophyte mixte. C'est un fait connu depuis longtemps que les *Nostoc* se transforment en *Collema* lorsque des hyphes issues de spores ou de spermaties du *Collema*, pénètrent dans la masse gélatineuse du *Nostoc*. C'est la formation d'un thalle de Lichens par la combinaison de l'homogonidiophyte (*Nostoc*) et du progamétoplaste (hyphes) de ce même Lichen. La même synthèse a été faite par de nombreux expérimentateurs, avec des gonidies de lichens élevés en culture pure (l'homogonidiophyte) et des hyphes produites par des spores ou des spermaties (l'homogamétoplaste). Dans la nature, le Lichen forme ces homothalles de la même façon, par des sorédies, contenant le gonidiophyte et le progamétoplaste.

Ces homothalles ressemblent aux thalles issus du cycle des générations principales, et peuvent produire des apothécies et des spores.

Un thalle produit par la réunion d'un homogonidiophyte et d'un homoprogamétoplaste semble à première vue complet. Il peut reproduire toutes les parties du thalle du Lichen que la lichénologie considérait jusqu'à présent comme étant les seuls composants de ces plantes. Et pourtant il y a une énorme différence entre un homothalle et un thalle produit dans le cycle des générations principales.

CHODAT 1930 [71] constate à ce sujet que les thalles formés par les sorédies (qui ne sont autre chose que des homothalles) contiennent un matériel complexe, tout prêt à fournir des gonidies. Pourtant certaines des algues unicellulaires qui y sont présentes ne paraissent pas être aptes à constituer avec un champignon correspondant, des Lichens définitifs (manque de l'hyphe gonidiogène ?).

Je prends comme objet de démonstration le *Rhizocarpon geographicum*. Cette espèce répandue dans tout l'univers possède une hyphe

Source : MNHN, Paris

gonidiogène intensément colorée en bleu-noir. Elle forme autour des auréoles jaunes, ce que la lichénologie descriptive appelle communément le « prothalle » noir. Je mentionne une fois de plus que ce « prothalle » n'a rien de commun avec ce que j'ai défini plus haut comme prothalle. La marge noire est formée par l'hyphe gonidiogène, et fait réellement partie du thalle. Or, si l'on examine sous le microscope des parties du thalle du *Rhizocorpon geographicum* à marge noire, on est certain de trouver toujours l'une ou l'autre des formes caractéristiques du périthalle de cette espèce, telles que les gonimiospores (les gonimies sont plus difficiles à identifier) et les cellules brunes typiques de l'hyphe à propagules du cystocarpophyte. C'est la forme normale de ce Lichen et dans de très jeunes exemplaires on pourra déjà constater la présence de l'hyphe gonidiogène avant que ces thalles ne contiennent des gonidies.

Mais il existe une autre forme de ce Lichen, décrite sous le nom de *Rhizocarpon geographicum* f. *contiguum* qui ne possède pas ce « prothalle » noir. Dans ces exemplaires, on cherchera vainement n'importe quelle forme du périthalle, de même que les cellules et filaments bleu-noir de l'hyphe gonidiogène. Cette forme représente un homothalle typique, facile à reconnaître, et qui est exclusivement composé d'hyphes et de gonidies. Néanmoins, il porte presque toujours des apothécies.

Par la réunion de l'hyphe du progamétoplaste avec les gonidies, il se produit un changement dans la nature de cette hyphe. Elle devient apte à produire des gonidies d'une façon analogue à celle de l'hyphe gonidiogène. C'est ainsi que l'on peut voir que dans cette variation *contiguum* du *Rhizocarpon geographicum*, les gonidies sont produites par une hyphe incolore, tandis que dans le type normal, l'hyphe gonidiogène est de couleur bleue.

Ce changement de nature de l'hyphe du prothalle en liaison avec des gonidies ressort des dessins et descriptions d'Arcangeli [5] qui trouve que l'hyphe de l'homothalle du *Dermatocarpon Schoereri*, produite par la spore et des gondies hyméniales, est capable de former de la chlorophylle dans son intérieur.

Source : MNHN, Paris

LA PHYLOGÉNÈSE DES LICHENS.

> La phylogénie est un des problèmes les plus arides, en même temps un des plus attrayants que comporte l'étude d'un groupe de plantes. Les données sur lesquelles nous basons nos opinions sont toujours insuffisantes, mais l'énonciation de ces opinions entraîne de nouvelles recherches et est nécessaire au progrès.
>
> COULTERS.

Après cet exposé de l'alternance des générations de l'holophyte des Lichens, bien plus complexe que n'importe quel cycle évolutif connu, surtout quand on tient compte des cycles des générations auxiliaires, on peut se demander à quel groupe de plantes les rattacher phylogénétiquement.

Le développement de certaines *Floridées* diploïdes et de quelques champignons (*Urédinées*) rappelle le cycle des Lichens (v. LOTSY [200], OLTMANNS [246] et surtout BONNET [41].

J'ai réuni dans la figure 27 une série de plantes encores existantes, qui pourraient nous donner les types possibles des ancêtres des Lichens. Cette figure ne donne, bien entendu, qu'une idée générale de l'évolution ; il se pourrait très bien que les *Coleochaetes* par exemple ne dérivent pas du genre *Bangiales*, mais d'homogonimies (*Trentepholia, Ulvella, Cephaleuros*) des Lichens eux-mêmes, qui seraient devenues complètement autonomes, de même que les *Jungermannia* et les *Hépatiques* peuvent être dérivés des mioplastes.

Nous constatons l'augmentation successive des morphodes, dont il faut rechercher l'origine, en ce qui concerne les androphytes, dans les filaments sporogènes des *Nemaloniales*. Quant à ceux-là, ils peuvent être ramenés à la première enveloppe formée autour du zygote chez les *Coleochaetes*, enveloppe qui les distingue des *Bangiales*. Nous voyons ensuite chez les *Cryptonémiales* les filaments sporogènes fusionner avec les cellules auxiliaires de la génération précédente. Puis apparaît une troisième génération chez les *Floridées* diploïdes et, finalement une quatrième et cinquième chez les Lichens.

Si les indications de MINKS au sujet de l'évolution des Lichens à gonocystium sont exactes, il faut probablement chercher les lichens avec une alternance de quatre générations parmi les *Gonocystiacées*. Les recherches que j'ai faites sur quelques Lichens de ce groupe ne sont pas assez complètes pour pouvoir affirmer que ce groupe n'a que quatre générations.

La formation d'une sixième génération chez les Lichens semble en pleine évolution. Cela expliquerait les modes fort différents de la formation de l'ascogone. Il serait d'un grand intérêt d'établir les

Source : MNHN, Paris

stades intermédiaires et successifs entre les différents modes de ces développements pour voir le chemin qu'a pris l'évolution pour former une génération en plus.

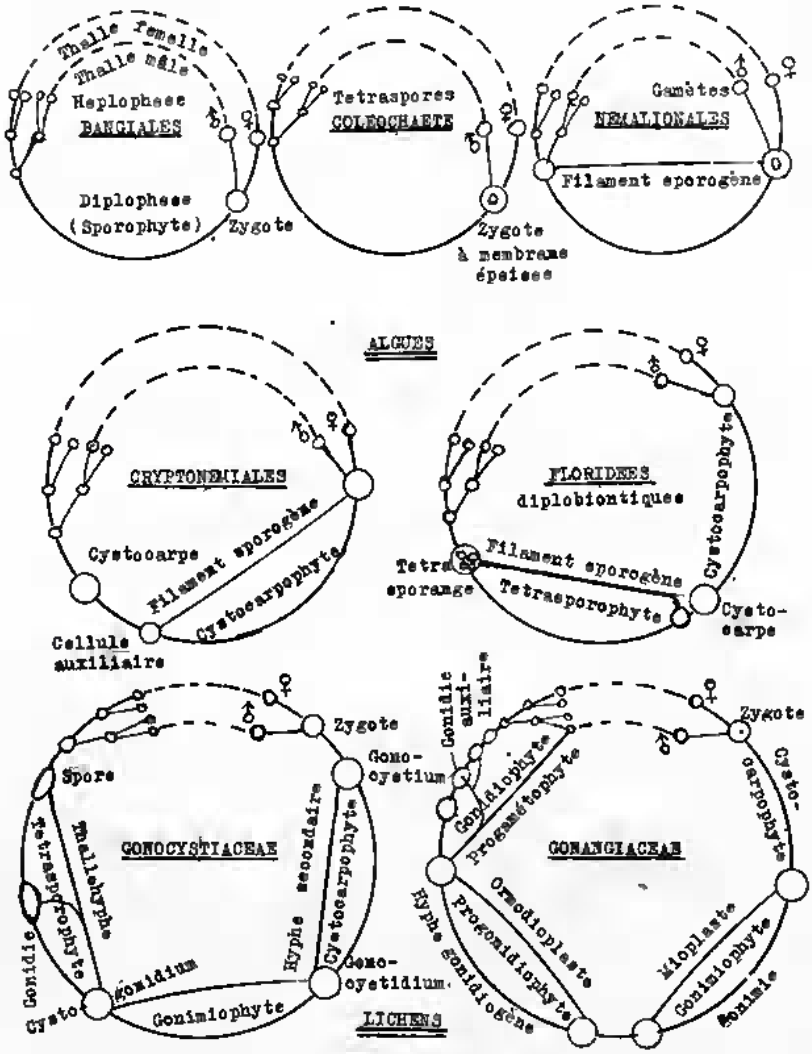


Fig. 27. — Evolution phylogénétique des Lichens.

Il est intéressant de constater que toutes les espèces que j'énumère comme les ancêtres possibles des Lichens produisent des homophytes. Chez les Lichens il peut y en avoir sept ; il est très probable que chez les Floridées, où on n'en connaît qu'un ou deux, il en existe d'autres. L'interprétation du cycle de *Cutleria* par BONNET [41] pourrait également permettre d'envisager une connexion phylogénétique entre les *Phaeophyceae* et les Lichens.

Source : MNHN, Paris

Toutes les plantes englobées dans le groupement donné dans le tableau sont caractérisées par des tissus formés de filaments hyphiques, auxquels tissus LINDAU [194] a donné le nom de plectenchyme. On pourrait par conséquent donner à ce groupe le nom de *Plectenchymacées* pour le séparer d'une part de celui des plantes à tissu cellulaire ou parenchyme, les *Parenchymacées,* et d'autre part des Algues. Les *Plectenchymacées* qui possèdent une alternance de générations multiples contiennent presque toujours de la chitine ou des corps similaires, tandis que chez les *Parenchymacées* qui n'ont qu'une simple alternance des générations la cellulose est prédominante.

Cette teneur en chitine, l'alternance multiple des générations, les générations auxiliaires, l'autonomie des spermaties et des spermatoïdes, la formation d'individus d'unités supérieures composées de nombreux individus (colonies), le grand nombre des individus et des espèces forment un parallélisme frappant entre les Plectenchymates et le groupe des Articulées.

Citons encore la métamorphose et l'alternance des générations ; chez les insectes (abeilles) les œufs vierges se développent, mais ils produisent toujours des mâles, alors qu'ils produisent des femelles s'ils ont été pénétrés par l'élément séminal, comme chez les gynophytes des Lichens la spore formée sans mixtion produira un androphyte, alors qu'après mixtion il se formera le gynophyte de la génération suivante.

La suralimentation chez les insectes produit des reines. Chez les Lichens la suralimentation (gonidies auxiliaires) provoque la formation de l'ascogone.

Le rôle important de la membrane *extérieure de la cellule,* qui commence par l'épaississement de la membrane de la zygote chez les *Coleochaete,* prend de plus en plus d'importance chez les Lichens (formation de progamétoplaste). De sorte que l'on pourrait avec raison considérer l'évolution phylogénétique des Lichens comme « la victoire de l'épiderme sur le protoplasme ». Il en est de même chez les articulées où elle forme la carcasse, contenant dans les deux cas de la chitine.

On peut donc se demander si les origines phylogonétiques des Plectenchymates et des Articulées ne doivent pas être cherchées séparément des Animales, si elles ne se placent pas au point de la séparation des *Plectenchymates* et des Algues.

En ce qui concerne la parenté des homophytes avec d'autres groupes de plantes, il est facile d'imaginer, et SCHWENDENER l'avait déjà fait remarquer, que les homophytes sont reliés par des formes intermédiaires avec des plantes classées comme Algues et qui n'ont plus aucun rapport avec les Lichens, sauf toutefois, des rapports phylogénétiques.

J'ai déjà attiré l'attention sur les formes de *Jungermannia* que prennent certains mioplastes, parmi les plus développés, et sur la

Source : MNHN, Paris

formation de propagules qui correspondent exactement à ceux qu'on trouve dans cette classe des *Hépatiques.*

Enfin il y a les spores-pollen de l'ormodioplaste qui ressemblent tellement aux pollens des *Phanérogames* qu'elles ont jusqu'à présent toujours été prises pour telles. En outre l'évolution du périthalle des Lichens correspond exactement à celle des plantes supérieures, où le sporophyte et le gamétophyte sont reliés par le pollen.

De même que le règne animal se rattache phylogénétiquement aux Algues par l'androgaméte (la spermatie) des *Hétérocontes,* ce sont chez les Lichens et les plantes qui se rattachent à ce groupe surtout les androphytes qui créent de nouvelles formes par leur instabilité.

Source : MNHN, Paris

LISTE ALPHABÉTIQUE DES OUVRAGES CITÉS.

Les annotations qui suivent l'énumération des articles cités dans cet exposé ne doivent pas être considérées comme indication du contenu de ceux-ci. Par ces notes j'ai surtout voulu rendre attentif aux faits qui sont particulièrement intéressants au sujet de la nouvelle interprétation. Je me suis abstenu de signaler les articles qui ne discutent que l'interprétation de faits connus et ne cite que ceux dans lesquels de nouveaux faits sont commentés.

J'y ai également signalé pour mémoire certaines choses douteuses qui ne pourront être éclaircies que lorsque les études des Lichens en question seront poussées plus loin.

Je tiens à remercier la Bibliothèque Nationale et Universitaire de Strasbourg pour son excellente organisation de prêt de livres à domicile par des envois postaux, qui m'a permis d'étudier les originaux de la majeure partie des ouvrages cités. L'étude des originaux était d'autant plus nécessaire qu'il s'agit souvent d'infimes détails cités occasionnellement et que l'on ne trouve jamais dans des extraits. Je n'ai donné aucune annotation aux ouvrages dont je n'ai pu prendre connaissance de l'original, mais que j'ai pourtant cité, leur contenu semblant présenter de l'intérêt pour le sujet exposé.

0,1. Des Abbayes (Henri). — Traité de Lichénologie. Lechevalier, 1951.
Très bon exposé de la Lichénolologie basée sur la théorie de Schwedener sur la dualité des Lichens, malheureusement l'auteur passe sous silence toutes les questions embarrassantes que peut suggérer cette théorie (nature des gonidies, nature des hyphes, sens de l'évolution à maintes places, etc...). Ses descriptions ne parlent que des formes lorsqu'elles sont pour ainsi dire fixes, alors que les plus intéressantes sont celles en évolution.
Néanmoins je conseille vivement la lecture de cet ouvrage à tous ceux qui s'intéressent à la biologie des Lichens, cela leur donnera la possibilité de comparer facilement les deux conceptions.

1. Acton (E.). — *Botrydina vulgaris* Br. a primitive lichen. *Annals of Botany*, 1909, 23, 579-587.
Probablement périthalle d'un Lichen, cystocarpe, gonimie et gonidie.

2. Acloque (A.). — Les Lichens. Etude sur l'anatomie, la physiologie et la morphologie de l'organisme lichénique. Paris, 1893.
Etude inspirée de l'homoeogonidisme.

3. Agardh (A.). — Dissertatio de Metamorphosi Algarum. Lundae, 1820. *Flora*, 1823, Beil. 17.
Nostoc muscorum se transforme en *Collema limosum*.

4. Ambroz. — *Centralblatt für Bakteriologie*, 1, 1909.
Considère les bactéries comme noyaux libres mobiles.

5. Arcangeli (G.). — Sulla Questione del Gonidii. *Nuovo giornale Bot. Italiano*, 1875, 7, 270-292.
Production des gonidies par les hyphes chez *Sticta pulmonaria*, *Evernia prunastri*, *Alectoria jubata*, *Cladonia rangiferina*, *Ramalina fraxinea*, *Nephroma laevigatum*, *Sticta scrobiculata*, et *Endocarpon miniatum*.

Source : MNHN, Paris

6. Arcangeli (G.). — Di nuovo sulla questione dei gonidi. *Nuovo giornale Bot. Ital.*, 1877, 9, 223-235.
Culture d'un thalle hétérogène du *Dermatocarpon Schaereri* (= *Endocarpon pusillum*) avec des spores et gonidies hyméniales.
7. Artari (A.). — Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. *Ber. der d. bot. Ges.*, 1902, 20, 172-175.
Cultures des gonidies du *Xanthoria parietina* et *Caloplaca murorum* dans diverses solutions nutritives.
8. Artari (A.). — Ueber die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. *Ber. der d. bot. Ges.*, 1902, 20, 201.
Les gonidies du *Xanthoria parietina* en culture dans diverses solutions nutritives restent vertes et se multiplient aussi dans l'obscurité.
9. Babikoff (J.). — Du développement des céphalodies sur le thalle du Lichen *Peltigera aphthosa* Hoffm. — *Bull. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg*, 1878, 24, 548-559.
Développement des jeunes céphalodies et pénétration de leur hyphe dans le thalle.
10. Bachmann (E.). — Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. — *Ber. der d. bot. Ges.*, 1890, 8, 141.
L'hyphe à la surface (Deckhyphe) du *Verrucaria calciseda* semble être le Cystocarpophyte de ce Lichen.
11. Bachmann (E.). — Der Thallus des Kalkflechten. *Wiss. Beil. Realsch. Plauen*, 1892, und *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1892, 10, 30-37.
Deux espèces de gonidies chez une série de Lichens.
12. Bachmann (E.). — Die Rhizoïdenzone granitbewohnender Flechten. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, 1907, 44, 1.
Constate la différence entre les hyphes du cystocarpophyte et l'hyphe gonidiogène du *Rhizocarpon*.
13. Bachmann (E.). — Flechten mit Chroolepusgonidien. *Ber. der d. bot. Ges.*, 1913, 31, 3-12.
Outre les *Chroolepus* (gonimie) il trouve dans les thalles des hyphes brunes (cystocarpophyte) et les *Gloeocapsa* (hyphoplaste ?). Le thalle (périthalle) formé par les *Chroolepus* et les hyphes est homéomère.
14. Bachmann (E.). — Neue Flechtengebilde. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1918, 36, 150.
Des groupes de gonidies sphéroïdes et des gonidies voyageuses (progonidies) chez des *Opegrapha*, *Arthopyrenia* et *Gyalecta*.
15. Bachmann (E.). — Adventivsprossungen im Innern eines Cladoniafruchtstieles. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1924, 87.
Une galle formée par la « moelle extérieure » à l'intérieur du podétium, n'a pas formé de gonidies. L'auteur en conclut qu'elle en est incapable. S'il s'agit réellement de « moelle extérieure » donc d'hyphe gonidiogène, cela peut être considéré comme une preuve de plus que pour la formation des gonidies, la présence des ormodies (qui manquent à l'intérieur du podétium) est nécessaire.
16. Bachmann (E.). — Die Goniocysten der Flechtengattung *Moriola* Norm. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1925, 43, 224-229.
Des hyphes brunes relient les gonocystes (cystocarpes) de *Moriola pseudomyces*.
17. Bachmann (E.). — Zur Gonidienvermehrung bei Flechten. *Ber. Dstch. Bot. Ges.*, 1927, 45, 308-314.
Différence entre les thalles de *Lecidea expansa* portant des apothécies et ceux portant des pycnides.
18. Bachmann (E.). — Der Thallus der Kalkflechten mit Chroolepus. Scytonema, und *Xanthocapsa-Gonidien*. *Nova Acta Leopold.*, 1919, 105, 1-80.

Source : MNHN, Paris

19. Bachmann (F. M.). — A new Type of Spermogonium and Fertilization in *Collema*. *Ann. Bot.*, 1912, 26, 747-760.
Fécondation chez le *Collema pulposum* d'un trichogyne par des spermaties produites en petit nombre par les hyphes à l'intérieur du thalle. Pour la détermination de l'espèce v. [104].

20. Bachmann (F. M.). — The Origin and Development of the Apothecium in *Collema pulposum*. *Arch. Zellforschung*, 1913, 10, 4, 369-430.
Récapitulation des ouvrages sur la formation des spermogonies et des apothécies. Description détaillée du sujet de la publication précédente.

21. Baranetzky (J.). — Beitrag zur Kenntnis des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. *Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg*, 1868, 12, 418-431. *Pringsh. Jahrb. Wissensch. Bot.*, 1869, 7, 1-18.
Culture des gonidies (homophytes) de *Peltigera canina* et de *Collema pulposum* hors du thalle. Certains organismes pris pour des Algues sont à considérer comme des gonidies vivantes en liberté (homophytes) tel les *Cystococcus*, *Polycoccus*, *Nostoc* etc. Les Collema produisent de deux façons des *Noctoc* et deux espèces différentes de zoospores.

22. Bary (A. De). — Beitrag zur Kenntnis der *Nostocaceen*, insbesondere der *Rivularien*. *Flora*, 1863, 21, 553-560, 577-588.
La fonction des hétérocystes est inconnue. Les filaments, en s' allongeant deviennent de plus en plus minces.

23. Bary (A. De). — Uber die Keimung einiger grosssporiger Flechten. *Jahrb. für wiss. Bot.*, 1866, 5, Heft 2.
Les spores de *Ochrolechia*, *Mycoblastus* et *Pertusaria* produisent en germant un grand nombre de filaments hyphiques.

24. Bary (A. De). — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig, 1866. Handbuch der phys. Bot. von W. Hofmeister, Bd. 2.
Les gonidies sont produites par l'hyphe ; elles ne diffèrent en rien de certaines Algues. Il pose la fameuse alternative sur la nature des Lichens. Les gonidies quoique produites par l'byphe mènent une vie autonome entre ses filaments. Des groupes isolés de gonidies dans la médulle (gonimies). Des *Chroolepus* libres (homophytes) autour des *Opegrapha*. Il considère le Chroolepus chez les *Graphidées* comme gonidie (gonimie) : description de leur développement. Dans l'*Opegrapha varia* et des Lichens du même genre, on trouve souvent sur la surface de nombreuses gonidies rouge-brunes entourées de quelques filaments (fusion sporogène). Ces gonidies (gonimiospore) sont plus grandes que celles dans le thalle, rondes et contiennent une huile rouge-brun. Relation génétique entre *Nostoc* et *Collema* et entre *Ephebe* et *Spilonema*.

25. Bary (A. De). — Beitrag zur Kenntnis des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. *Bot. Ztg.*, 1868, 26, 196.
Dans la critique de cet article de Baranetzky [21], De Bary se déclare pour la première fois partisan de la seconde de ses alternatives qui lui a été confirmée verbalement d'un autre côté. Schwendener.

26. Bary (A. De). — Ueber die Erscheinung der Symbiose. Vortrag auf der Naturf. Vers. Cassel, 1879. Strasbourg, 1879.
Il se rallie complètement à la théorie de Schwendener.

27. Bary (A. De). — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Myzetozoen und Bakterien. Leipzig, 1884.
Il doute si la marge (hyphe gonidiogène) de beaucoup de Lichens crustacés est identique au prothalle produit par la germination des spores (gamétophyte). Description vague de l'avance des gonidies dans la zone marginale du *Lecidella enteroleuca* ; rien sur l'origine de celle-ci. Classification des formes des gonidies.

Source : MNHN, Paris

28. Baur (E.). — Zur Frage nach der Sexualität des Collemaceen. *Ber. der. d. bot. Ges.*, 1898, 16, 363-367.
Deux formes de thalles chez *Collema crispum* (*cheilum* Ach. ?) l'une presque stérile avec de nombreux carpogones et de rares grandes apothécies, et l'autre couverte d'apothécies et de rares carpogones. La première ne possède pas de spermogonies, la seconde en a toujours. Les spermaties collees aux trichogynes sont vides. Relation entre paraphyses et trichogyne. Il considère la première cellule de l'ascogone comme zygote, les autres comme cellules auxiliaires dans le sens d'Oltmanns chez les Floridées.

29. Baur (E.). — Die Anlage und Entwickelung einiger Flechtenapothecien. *Flora*, 1901, 88, 319.
Développement de l'ascogone, l'hyphe carpogène, le trichogyne et l'apothécie de quelques Lichens. Enumération de Lichens avec carpogone, ascogone et trichogyne et d'autres chez lesquels l'apothécie se forme directement.

30. Baur (E.). — Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Flechtenapothecien. *Bot. Ztg.*, 1904, 21.
Paraphyses formées par l'hyphe de la couche corticale et non comme le prétend Wahlberg de l'hyphe ascogène. Chez le *Cladonia pyxidata* les hyphes ascogènes sont produites par les ascogones, contrairement à l'interprétation de Krabbe.

31. Bayrhoffer (J. D. W.). — Einiges über Lichenen und deren Befruchtung. Bern, 1851.
Les gonidies naissent directement des hyphes. A certainement vu beaucoup de choses qui correspondent avec mes observations, mais ses descriptions restent très souvent énigmatiques, même avec mon schéma en main.

32. Baur (E.). — Entwicklung und Befruchtung der Cladoniaceen. Frankfurt, 1860.

33. Beckmann (P.). — Untersuchungen über die Verbreitungsmiltel von gesteinbewohnenden Flechten im Hochgebirge mit Beziehung zu ihrem Thallusbau. *Engler's Bot. Jahrbücher*, 1907, 38.
Description d'une série de prothalles (hyphe gonidiogène). Sans l'influence de la théorie de Schwendener et ne cherchant pas toujours les « Algues » qu'il n'a pas pu trouver venant du dehors, il aurail infailliblement vu les gonidies se produire des filaments de ses « prolhalles » qui sont de l'hyphe gonidiogène. Il n'a jamais trouvé de spore germant sur le rocher, malgré qu'il ait trouvé des « prolhalles » peu développés. (cf. l'évolution du *Rhizocarpon geographicum* que j'ai donnée plus haut).

34. Berkeley (M.). — *Gardener's Chronicle*, 1851, 803.
Stylospores chez le *Lecidea sabuletorum* Flrk.

35. Beyerinck (M. W.). — Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenogonidien, und anderen niedern Algen. *Bot. Ztg.*, 1890, 48, 725-739, 741-754, 757-768, 781-785.
Le cystococcus (gonidie) reçoit de l'hôte incolore (hyphe) des peptones et lui rend des sucres.

36. Bioret (G.). — Les Graphidées corticoles. *Ann. Sc. nat. Bot.*, Sér. 10, 1922, 4, 1.
Des thalles isolés de *Graphis scripta* ont toujours des marges blanches et jamais noires. Bons dessins (Pl. V. Fig. 17-20) de la mixlion de gonimies et du mioplaste.

37. Bitter (G.). — Uber das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. *Jahrb. fr. wissensch. Bot.*, 1899, 33, 47-127.
Différence entre l'hyphe que Möller a obtenue dans la culture de spores de *Graphis scripta* et celle dans les thalles dans la nature. (Gynogamétophyte et hyphe progamétogène ou gonidiogène). *Celidium* sur *Sticta pulmonaria* (Cystocarpophyte).

Source : MNHN, Paris

38. Bitter (G.). — Peltigeren-Studien. *Ber. der. d. bot. Ges.*, 1904, 248 et 1909, 186.
Considère les écailles du thalle de *Peltigera lepidophora* Nyl comme Céphalodies. cf. Linkola [197].
39. Bitter (G.). — Uber die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äusserer Bedingungen auf ihr Wachstum. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 1901, 36, 421.
Chez le *Parmelia obscurata* il n'y a pas de gonidies sous certaines places couvertes d'une couche foncée. (D'après les dessins il manque à ces places également le tissu plectenchymatique, c'est-à-dire l'hyphe gonidiogène.
40. Bitter (E.). — Zur Soredienbildung. *Hedwigia*, 1904, 43, 274-280.
Une série de formes sorédieuses ne semblent pas pouvoir se développer plus loin.
41. Bonnet (J.). — Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. *Progr. rei botan.*, 1914, 5, 1-128.
On trouvera dans ces cycles les précurseurs de celui des Lichens et des cycles des homophytes.
42. Bonnier (G.). — Culture des Lichens à l'air libre et dans l'air privé de germes. *Bull. Soc. bot. de Fr*, 1886, 33, 546-548.
Il a obtenu à l'air libre plusieurs espèces de Lichens d'une seule espèce de spores (périthalle et thalle ?). Culture d'homothalles de spores et « algues » dans l'air sans germes.
43. Bonnier (G.). — Recherches expérimentales sur la synthèse les Lichens dans un milieu privé de germes. *C. R. Acad. Sc.*, 1886, 103, 942-944.
Cultures de divers homothalles. Les spores de l'Opegrapha vulgata germées sur des *Chroolepus* (gonimie !) ont donné des thalles : les spores seules n'ont produit que des prothalles de mycélium, sans spermogonies ni apothécies
44. Bonnier (G.). — La constitution des Lichens. *Journ. de Bot.*, 1887, 1, 1-5.
Les cultures de spores avec algues ont donné des thalles, celles sans Algues s'arrêtaient toujours.
45. Bonnier (G.). — Germination des spores de Lichens sur les protonémas des Mousses et sur des Algues différant des gonidies des Lichens. *C. R. Soc. Biol.*, 1888, sér. 8, t. 5, 541-543.
Ces cultures d'hyphes primaires ne démontrent rien d'autre que les mousses et les algues sont des substratums propices au développement des prothalles.
46. Bonnier (G.). — Recherches sur le développement du *Physcia parietina*. *C. R. Acad. Sc.*, 1888, 107, 142.
Cultures d'homothalles du *Xanthoria parietina* jusqu'à la production de spores.
47. Bonnier (G.). — Recherches sur la synthèse des Lichens. *Ann. Sc. nat.*, 1889, sér. 7, t. 9, 1-34.
Trois espèces de filaments : crampons, renflés et chercheurs. Cellules des hyphes contiennent un nucléus, celles de la médulle un à deux. Cultures de spores avec des Algues étrangères aux gonidies n'ont jamais donné de thalle. Parfois les filaments issus des spores se renflent au contact de l'Algue.
48. Bonnier (G.). — Germination des Lichens sur les Protonémas des Mousses. *Rev. génér. de Bot.*, 1889, 1, 165-169.
Le protonéma est un bon substratum pour les prothalles.
49. Bornet (E.). — Recherches sur la structure de l'*Ephebe pubescens* Fr. *Annales des Sc. nat. Bot.*, 1852, 3. sér., 18.
Structure du thalle.
50. Bornet (E.). — Description de trois Lichens nouveaux. *Mém. Soc. hist. nat.* Cherbourg, 1856, 4, 225-234.
A la surface des Lichens genre *Synalissa*, *Omphalaria* etc. on trouve souvent des groupes de *Gloeocapsa* qui ne sont peut-être que leur état primordial.

Source : MNHN, Paris

51. Bornet (E.). — Sur les gonidies des Lichens. *Compt. Rend. Acad. Sc.*, 1872, 74, 820.
« Parasitisme » de différents degrés entre les hyphes et les gonidies, correspondant aux gonidies nourrices et gonidies auxiliaires.
52. Bornet (E.). — Recherches sur les gonidies des Lichens. *Annales des Sc. nat.*, 1873, 5. sér., 17, 45-110.
Ouvrage d'inspiration hétérogonidique riche en détails intéressants. Il n'y a pas la moindre évidence que les gonidies soient d'origine hyphique ni que les hyphes proviennent des gonidies.
53. Bornet (E.). — Deuxième note sur les Gonidies des Lichens. *Ann. des Sc. nat.*, 1874, 19, 314-320.
Dans l'*Opegrapha varia* il trouve des *Chroolepus* produisant des zoospores (homogonimiophyte) libre d'hyphe, dont l'autre bout servait de gonidies (gonimie) entouré par l'hyphe. Relation entre *Collema* et *Nostoc* et des parties des gonidies libres d'hyphe chez *Ephebe*, *Lichenosphaeria* et *Spilonema*. Spores des *Glococapsa* et *Nostochinées*.
54. Bornet (E.) et Thuret (G.). — Recherches sur la fécondation des *Floridées*. *Ann. d. Sc. nat.*, 1867, 7.
Fécondation des filaments fructifères par les tubes connecteurs. (Cellules auxiliaires et hyphe sporogène).
55. Borzi (A.). — Note alla morfologia e biologia delle Alghe Ficocromacee. *Nuovo gior. Bot. Ital.*, 1878, 10, 236-288.
Formation de spores chez les *Noctoc*.
56. Borzi (A.). — Interno agli offici dei Gonidii de Licheni. *Nuovo giorn. Bot. Ital.*, 1875, 7, 193-204.
Culture d'homothalles avec des spores et des « algues ».
58. Borzi (A.). — Studii sulla sessualitá degli Ascomiceti. *Nuovo giorn. Bot. Ital.*, 1878, 10, 43.
Développement de l'apothécie identique chez l'*Ascobolus*, le *Peziza* et les *Collema*. Transformations de pycnides en apothécies chez différents Lichens.
58. Brand (F.). — Bemerkungen über Grenzzellen und über spontanrote Inhaltskörper der Cyanophyceen. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1901, 19, 152-159.
Le plasme des hétérocystes des Nostocacées peut produire directement des filaments gris qui se transforment en *Nostoc*.
59. Brand (F.). — Zur näheren Kenntnis der Algengattung *Trentepohlia* Mart. : *Beih. z. bot. Zentralblatt*, 1902, 12, 200.
Description du genre *Trentepohlia* sans mention des Lichens.
60. Brand (F.). — Über die Stiel-und Trichtersporangien der Algengattung Trentepohlia. *Ber. der. d. bot. Ges.*, 1910, 28. 83.
Trois formes de sporanges chez les *Trentepohlia*.
61. Brefeld (O.). — Botanische Untersuchungen. Heft IV u. IX.
Pas de différence fondamentale entre sporanges et asques chez les champignons.
62. Buxbaum (F.). — Neues über die Bedeutung des Hämatochroms. *Mikrokosmos*, 20, 1926-1927, 109.
Les filaments riches en hématochrome des *Trentepohlia* peuvent aussi vivre dans l'obscurité pendant quelques temps, par contre pas ceux qui sont pauvres en hématochrome.
63. Caruel (T.). — Nota per servire alla storia dei *Collema*. *Atti della Soc. Ital. di Sc. nat.*, 1864, 7, 163-167.
Les hyphes formées par germination des spores du *Collema pulposum* produiraient directement des cellules de *Nostoc* (présence de Spermaties ?). Les gonidies produisent des hyphes.
64. Caruel (T.). — Sugli organi reproduttori dei Licheni. *Atti della Soc. Ital. di Sc. nat.*, 1868, 11, 543.
Des stylospores chez *Physcia*, *Parmelia* et *Anaptychia*.

Source : MNHN, Paris

65. CASPARY (R.). — Die Zoosporen von *Chroolepus* Ag. und ihre Haut. *Flora*, 1858, 16, 579.
Zoospores du *Chroolepus aureum* et *Chr. umbrinum*.
66. CASSINI (H.). — Doutes sur l'origine et la nature du *Nostoc*. *Journ. de Phys. Chim. Hist. nat. Paris*, 1817, 84, 395-399.
Le *Nostoc* est une forme monstrueuse du *Collema*. Des globules produits par les Collema procèdent des *Nostoc* et des *Collemas*.
67. CENGIO-SEMBO. — Biologie des Lichens. Les substances carbohydrates dans les lichens et la fonction de l'azote des céphalodes. *Boll. della Soc. Ital. della Soc. Internat. d. Microbiologie*, Fasc. II, nov. 1931.
Sur les parois des cellules des Cyanophycées des lichens se trouvent toujours des azobacter qui fixent de l'azote de l'air.
68. CHODAT (R.). — Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoïdées. *Bull. de l'Herb. Boiss*, 1894, 2, 585.
Il n'y a, entre la division végétative vraie et la division sporangiale qu'une question de plus ou moins grande fermeté des membranes séparatrices.
69. CHODAT (R.). — Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des Algues. Genève, 1909.
Sa définition du polymorphisme s'étend aussi aux changements par l'alternance des générations. Ses essais en culture pure ne concernent que les changements dans une seule génération.
70. CHODAT (R.). — Monographies d'Algues en culture pure. Berne 1913. Matériaux pour la Flore cryptog. Suisse, IV, 2.
Les gonidies se distinguent du *Protococcus viridis* par la présence d'un pyrénoïde et le manque de zoospores.
71. CHODAT (R.). — La symbiose des Lichens et la théorie de la spécificité en général. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges. III. Jahresvers.*, 1930, in St. Gallen. Aarau, 1930, 211-236.
Cultive plusieurs « Algues » des sorédies des Lichens. Chaque espèce de *Cladonia* possède une race particulière ou espèce élémentaire de Cystococcus, dont la stabilité est illusoire. Spontanément il apparaît des formes nouvelles.
72. CHODAT (R.). — Nouvelles recherches sur les gonidies des Lichens. *Compte Rend. Ac. Sc.*, 1930, 191, 469-471.
Chaque espèce lichénique est associée à une espèce d'Algue qui lui est spécifique.
73. CHURCH (A. H.). — The Lichen Symbiosis. *Journ. of Bot.*, 1920, 58, 213-262 ; 1921, 59.
Ne considère pas les Hyménolichens comme de vrais Lichens.
74. CIENKOWSKY (L.). — Soredien von *Omphalaria macrococca* und der Palmellenzustand der Algen. *Justs Bot. Jahresber.*, 1884, 10, 269.
Parenté entre *Omphalaria* et *Gloeocapsa*.
75. CLAASSEN (E.). — *Caloplaca pyracea*, eine Krustenflechte auf den Sandstein-Fuss-steigen zu East-Cleveland, Ohio. *Hedwigia*, 1914, 54, 217-218.
Invasion des *Cystococcus* par des suçoirs de l'hyphe.
76. COHN (F.). — Uber blutähnliche Färbungen durch mikroskopische Organismen. Jahresber. der schles. *Ges. f. vaterl. Kuttur*, 1850, 39.
Sphaerella nivalis et *Lepra kermesina* sont synonymes et parentes du *Protococcus crustaceus*.
77. COHN (F.). — Uber den *Protococcus crustaceus* Kg. *Hedwigia*, 1852, 1, 1.
Formation de zoospores par le *Prot. crustaceus* = *Chroolepus umbrinus*.
78. CROMBIE (J. M.). — On the Lichen-Gonidia Question. *The popular Science*, 1874, *Flora*, 1875, 58, 17, 33, 49 (traduction de KREMPELHUBER).
Nostoc se transforme en *Collema*.

Source : MNHN, Paris

79. Crombie (J. M.). — On the Algo-Lichen-Hypothesis. *Journ. Linn. Soc.*, 1885, 21, 259-283.
Dans les isidies les gonidies sont formées de façon autonome. La chlorophylle est produite par les Lichens de la même façon que dans les cellules des autres plantes : la seule différence est que les gonidies forment souvent des cellules isolées. Les gonidies sont formées par les cellules de la couche corticale.

80. Cunningham (D. D.). — *Mycoidea parasitica* Cun. *Transaction of the Linnean Soc. of London*, 1879, 2e série, 1, 301.
Concerne le *Strigula comptanata* décrit par Ward.

81. Dangeard (P. A.). — Recherches sur la structure des Lichens. *Le Botaniste*, 1894-1895, 4e série, 18-20, *C. R. Ac. Sc.*, 1894, 118, 931-932.
Le noyau des « Algues » des Lichens est situé sous la membrane. Les filaments des hyphes ne renferment en général qu'un noyau, certaines cellules de la médulle deux ou trois.

82. Dangeard (P. A.) — La reproduction sexuelle des Champignons. *Le Botaniste*, 1900, 7e série, 89.
Rajeunissement karyogamique et cytoplasmique.

83. Danilow (A. N.). — Uber das gegenseitige Verältnis zwischen den Gonidien und den Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. *Bull. Jard. Imp. Bot. St. Petersbourg*, 1910, 10, 34-66.
Les hyphes envoient des suçoirs dans les gonidies.

84. Danilow (A. N.). — The relation between gonidia and hyphae in Lichens. *Journ. of Bot.*, 1918, 56, 169.

85. Darbishire (O. V.). — Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung. *Englers Bot. Jahrb.*, 1897, 22, 593-671.
L'avance des gonidies dans la marge des *Pertusaria*. Spermogonies, apothécies et soraux sont de même origine.

86. Darbishire (O. V.). — Uber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* Nyl. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1900, 34, 329.
Enumération de quelques Lichens avec et sans trichogyne. Le carpogone est formé par l'hyphe de la médulle chez le *Physcia*. Fécondation par des spermaties et le trichogyne. Les paraphyses sont produites par les cellules portant l'ascogone.

87. Darbishire (O. V.). — Observation on the margin of *Pertusaria communis* (L.) D. C. *Transact. Brit. Mycol. Soc.*, 1931, 16, 38-54.
Les hyphes du « champignon » qui se propagent du centre vers le bord, sont souvent remplis de cytoplasme du côté vers les « Algues » (Progonidies !).

88. Deckenbach (C.). — Uber den Polymorphismus einiger Luftalgen. *Scripta bot. St-Pétersbourg*, 1893, 4, 32.
Deux espèces de sporanges chez les *Trentepohlia*.

89. Dughi (R.). — Etude comparée du *Dendriscocaulon bolanicum* Nyl. et de la céphalodie fruticuleuse du *Bicasolia amplissima* (Scop.) Leight. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1936, 83, 671-693.
Les céphalodies du *Lobaria amplissima* sont identiques au *Dendriscocaulon bolacinum*. Description des changements pendant l'évolution de la céphalodie.

90. Elenkin (A.). — Les Lichens facultatifs. *Bull. Jard. Imp. Bot. St-Pétersbourg*, 1901.
Les hyphes de certains parasites (périthalles ?) des Lichens se colorent d'autre façon que les hyphes du thalle du Lichen.

91. Elenkin (A.). — Zur Frage der Theorie des Endosaprophytismus bei Flechten. *Bull. Jard. Imp. Bot. St-Pétersbourg*, 1902, 2, 65-84, 1904, 4, N° 2. *Bull. de Soc. Imp. des Nat. St-Pétersbourg*, 1904, 164.
Les hyphes envoient des suçoirs dans les gonidies qui périssent.

92. Elenkin (A.). — Neue Beobachtungen über die Erscheinungen des Endosaprophytismus bei heteromeren Flechten. *Bull. Jard. Imp. Bot. St-Pétersbourg*, 1904, 4, 25-39.

Source : MNHN, Paris

Les hyphes assimilent les gonidies à l'aide d'un ferment. Les gonidies « attaquées » par l'hyphe sont plus grandes que les autres (gonidies auxiliaires).

93. ELFVING (F.). — Uber die Flechtengonidien. C. R. Congrès Nat. et Méd. du Nord à Helsingfors 1902, Helsingfors, 1903, 26.

94. ELFVING (F.). — Untersuchungen über die Flechtengonidien. *Acta Soc. Sc. Fennicae*, 1913, 44, N° 2.
Historique de la théorie de SCHWENDENER. Les gonidies sont formées par l'hyphe Cystocarpes ; Céphalodies.

95. ELFVING (F.). — Weitere Untersuchungen über Flechtengonidien. *Acta Soc. sc. Fennicae*, 1931, nov., sér. 8, 1, n° 1.
A souvent constaté la présence de grains de pollen (!) dans le creux central des podéties de *Cladonia silvatica*. Formation des gonidies par l'hyphe dans *Cladonia silvatica*, *Ramalina fraxinea*, *Xanthoria parietina* et *Stictina scrobiculata*. Critique de certains faits qui doivent soutenir la théorie de SCHWENDENER. Les progonidies continuent à se développer dans les thalles secs : si on veut les conserver il faut les fixer.

96. ELFVING (F.). — Zur Gonidienfrage. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1934, 52, 208-213.
Dans le *Stictina scrobiculata* on trouve des progonidies dans l'extrême bord du thalle, là où il n'y a pas encore de gonidies.

97. ELFVING (F.). — Ueber die *Peltigera*-Gonidien. *Revue Bryologique et Lichénologique*, 1935, 220.
La formation des gonidies partant du paraplectenchyme dans le *Peltigera polydactyla* est la plus abondante en mai.

98. ETARD et BOUILHAC. — Présence de chlorophylle dans un *Nostoc* cultivé à l'abri de la lumière. *C. R. Acad. Sc.*, 1898, 127, 119-121.
Le *Nostoc punctiforme*, cultivé dans l'obscurité, en solution de glucose, conserve le pouvoir de produire de la chlorophylle.

99. FAMINTZIN (A.). — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. *Biol. Zentralblatt*, 1907, 27, 353.
Prenant l'hypothèse de SCHWENDENER comme strictement prouvée, il trouve parmi les cryptogames, les phanérogames et les animaux des êtres composés d'une partie sans chlorophylle et d'une autre qui en contient. Ils ne forment pas comme on l'admettait jusqu'à présent des organismes semblables aux autres, mais des entités symbiotiques (consortium) formée d'organismes différents.

100. FAMINTZIN (A.). — Beitrag zur Kenntnis der Zoosporen der Lichenen. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1914, 32, 218-222.
Formation de zoospores par des gonidies dans le thalle.

101. FAMINTZIN (A.) et BARANETZKY (J.) — Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Gonidien und Zoosporen-Bildung bei *Physcia parietina*. *Bot. Ztg.*, 1867, 25, 189-190 ; 26, 169.
Formation de zoospores par les gonidies de *Xanthoria*, *Physcia*, *Cladonia* et *Evernia*, en culture.

102. FAMINTZIN (A.) et BARANETZKY (J.). — Sur le changement des gonidies des Lichens en zoospores. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1867, sér. 5, 8, 137-144 ; *Bot. Ztg.*, 1868, 26, 169.
Les gonidies des Lichens peuvent mener une vie tout à fait autonome hors du thalle. Formation de zoospores. Certaines « algues » doivent être considérées comme des gonidies de Lichens vivant librement.

103. FÉE (A. L. A.). — Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales. *Mémoires de la Soc. du Mus. d'Hist. nat. de Strasbourg*, 1835, 2, 8.
Signale dans le thalle des Collema des thèques qui diffèrent de celles qu'on trouve dans les apothécies (thèques de cystocarpe ?).

Source : MNHN, Paris

104. Fink (B.). — A new genus and species of the *Collemaceae*. *Mycologia*, X, 1918, 235-238.
Séparc du *Collema pulposum*, examiné par F. Bachmann [19, 20] comme nouvelle espèce, le *Collemodes Bachmannianum*.
105. Fiorini-Mazanti (E.). — Sutta identita del *Nostoc* con il *Collema*. *Atti dell Acad. pontif. de nuovi lincei*, 1857, 11, 1-10, 103-113.
Collema pulposum produit le *Nostoc commune*.
106. Fitting (H.). — Ueber die Beziehungen zwischen den Epiphyllen-Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 1910, 3 suppl., 505-519.
L'« Algue » de *Strigula* est en partie parasitaire.
107. Flotow (J. von). — *Ephebe pubescens Bot. Ztg.*, 1850, 8, 73.
Il réunit comme faisant partie de l'*Ephebe* : *Ephebe pubescens* L., *Stigonema atrovirescens*, *Thermutis cruenta*, *Scytonema crustaceum* Ag., *Gloeocapsa sanguinea* Kg., *Gloeocapsa atrata* Kg.
108. Flotow (J. von). — Mikroskopische Flechtenstudien. *Bot. Ztg*, 1850, 8, 361-369, 377-382.
Gloeocapsa homophyte d'*Ephebe*. Tient les Collémacées pour intermédiarie entre les Lichens et les Algues d'eau douce.
109. Forssell (K. B. J.) — Studier öfver cephalodierna. *Bihang till Svenska Vet. Akad. Handlingar*, 1883, 8, *Flora*, 1884, 62, 1. 33, 58, 177.
On trouve des céphalodies chez les genres : *Lobaria*, *Nephroma*, *Peltidea*, *Solorina*, *Placodium*, *Psoroma*, *Catoplaca*, *Lecania*, *Lecidea*, *Stereocaulon*, *Pilophorus*, *Argopsis*, *Sphaerophorus*. Il énumère toute une série de Lichens avec deux espèces d'Algues ». Le *Solorinella asteriscus* contient : *Scutonema*, *Gloeocapsa et Nostoc*. *Endocarpon pusillum* contient également 3 algues. Description du développement du thalle du *Psoroma hypnorum*. Plusieurs Algues dans les céphalodies (développement de l'hyphoplaste).
110. Forssell (K. B. J.). — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Systematik der Gloeolichenen. Stockholm, 1885.
Beaucoup de détails à consulter pour l'étude de certaines espèces. Des gonidies considérées comme appartenant à divers genres d'Algues ne sont quelquefois que des formes de l'évolution de la même espèce d'Algue.
111. Forssell (K. B. J.). — Die anatomischen Verhältnisse und die phylogenetische Entwickelung der *Lecanora granatina* Sommerf. *Bot. Centralblatt*, 1885, 22, n° 2 u. 3.
L. granatina a des gonidies vertes (gonidies) et glauques (gonimies). On ne trouve des apothécies que sur les parties avec gonidies vertes (thalle) tandis que sur les parties avec gonidies glauques (périthalle) on trouve tout au plus des spermogonies. Transformation de spermogonies en apothécies.
112. Forssell (K. B. J.). — Ueber den Polymorphismus der Algen (Flechtengonidien). *Flora*, 1886, 69, 49-64.
Une réplique aux : Flechtenstudien de Zukal [356], avec peu de nouveaux faits. Il a constaté des passages entre différents types d'Algues, mais il n'en conclut pas qu'il existe une relation génétique.
113. Frank (A. B.). — Ueber das Verhalten der Gonidien im Thallus einiger homöomerer und heteromerer Krustenflechten. *Bot. Ztg.*, 1874, 32, 242.
Le prothalle de l'*Arthonia astroidea* produit des apothécies avant l'apparition du *Chroolepus*. Dans le *Pertusaria communis* les gonidies sont produites par l'hyphe.
114. Frank (A. B.). — Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 1877, 2, 123-200.
Frank a vu et décrit un certain nombre de formes que je consi-

Source : MNHN, Paris

dère comme faisant partie de l'holophyte des Lichens, mais comme il n'a pas reconnu les relations qui les unissent avec les autres parties, il les considère comme étrangères et, d'adversaire de SCHWENDENER, il devient partenaire, alors qu'il n'était qu'à deux doigts de la vérité. Ses descriptions sont du plus grand intérêt dans l'esprit de cet exposé.

115. FREY (E.). — Die Vegetation der Grimselgegend. Bern, 1922.
Prothalle (périthalle) du *Rhizocarpon geographicum*.

116. FREY (E.). — Die Spezifität der Flechtengonidien. Alte und neue Probleme. *Berichte der Schw. Bot. Ges.*, 1932, 41, Heft 2.
De nouvelles suggestions au sujet de la théorie de SCHWENDENER.

117. FREY (E.). — *Cladoniaceae. Rabenhorsts Kryptogamenflora*, 1933, 9, Abt. 4.1.
Deux espèces d'hyphes chez les *Stereocaulon*, à paroi mince et épaisse.

118. FRIES (E.). — Primitiae Geographica Lichenum. Lund, 1831.
Les gonidies peuvent se séparer du thalle et produire de nouveaux individus. Le *Protococcus viridis* provenant des gonidies ne peut plus se transformer en thalle.

119. FRIES (T. M.). — Lichenographia scandinavica. Upsala, 1871.
Production des gonidies par les hyphes. Leptogonidies = Zoogonidies ou zoospores sans cils.

120. FRIES (T. M.). — Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Cephalodien bei den Flechten. *Flora*, 1866, 49, 17-25.
Le *Stigonema* « algue parasite » se trouve souvent dans le cortex des *Stereocaulon*, mais présente rarement la croissance monstrueuse des céphalodies. Ce « parasite » passe dans son évolution par une série de formes qui ressemblent beaucoup à celles observées par ITZIGSOHN pour HAPALOSIPHON. De certaines céphalodies sortent finalement des *Sirosiphon* (C'est le développement normal de certains hyphoplastes).

121. FRY (E. J.). — The penetration of Lichen-Gonidia by the fungal constituent. *Ann. of Bot.*, 1928, 42, 141-148.
Dans le *Lecania candicans* le « champignon » envoie des suçoirs dans les gonidies, même dans l'extrême bord du thalle (cellules auxiliaires).

122. FUISTING (W.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen. *Bot. Ztg.*, 1868, 26, 641, 657, 673.
Gonidies hyméniales chez plusieurs Lichens.

123. FÜNFSTÜCK (M.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen. *Jahrb. d. K. Bot. Gartens u. Museums zu Berlin*, 1884.
Paraphyses produites par la couche corticale des apothécies, sans relation avec l'hyphe ascogène. Ascogone formé par l'hyphe de la médulle.

124. FÜNFSTÜCK (M.). — Die Fettabscheidung der Kalkflechten. *Beiträge z. wissens. Bot.*, 1897, 1, 157-220, 316-321.
La production d'huile dans les hyphes des Lichens calcaires dépend de la teneur du substratum en carbonate de chaux.

125. FÜNFSTÜCK (M.). — Weitere Untersuchungen über die Fettabscheidung der Kalkflechten. Bot. Untersuch. Festschrift für SCHWENDENER. Berlin, 1899, 341-356.
Transformation des gonidies de *Scytonema* (gonimioplaste) du *Petractis clausa* en hyphes à huile. Ni parasitisme ni consortium.

126. FÜNFSTÜCK (M.). — Der gegenwärtige Stand der Flechtenforschung nebst Ausblicken auf deren voraussichtliche Weiterentwickelung. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1902, 20, 62-77.

127. GEITLER (L.). — Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. *Arch. für Protistenkunde*, 1933, 80, 378-409 ; 1934, 82, 51-85.
Des suçoirs qui pénètrent dans les gonidies chez différentes espèces de Lichens.

Source : MNHN, Paris

128. Gerben (K.). — Die epiphytische Verbreitung von « Flechtenparasiten ». *Arch. f. Protistenkunde*, 1931, 74, 471-489.
Combinaison plus ou moins intime du parasite des lichens avec le thalle.
129. Gibelli (G.). — Sugli organi riproduttori del gen. *Verrucaria*. *Mem. della soc. Ital. di sc. nat.*, 1865, 1, n° 5.
Les gonidies produisent des zoospores dans le thalle du *Lecanora subfusca*.
130. Gibelli (G.). — Sulla genesi degli apotecii delle Verrucariaceae. *Nuovo giornale bot. Italiano*, 1870, 2,
Les gonidies participent à la formation de l'apothécie.
131. Gibelli (G.). — Alcuni fatti interno alla questione sulla natura e sul l'officio dei gonidi dei Licheni. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1876, 23, 152.
La culture des gonidies de l'*Opegrapha varia* a donné des *Trentepohlia* avec sporanges et zoospores.
132. Glück (H.). — Ein deutsches *Coenogonium*. *Flora*, 1896, 82, 268.
La gonidie du *Coenogonium* est une *Trentepohlia*, celle du *Cystocoleus* une *Cladophora*.
133. Glück (H.). — Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien. Heidelberg, 1899.
134. Goebel (K.). — Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. *Ann. Jardin bot. de Buitenzorg*, 1926, 36.
Les céphalodies, chez les Lichens qui en portent, ne sont pas un produit du hasard, mais on les y trouve régulièrement. N'a pas réussi à cultiver les céphalodies, il n'y a que le *Nostoc* qui se développe.
135. Hallier (E.). — Mikroskopische Untersuchungen. Zwei neue Untersuchungen über *Micrococcus*. *Flora*, 1868, 26, 54.
Veut avoir obtenu différents champignons des *Micrococcus* qui se trouvent dans le sang lors de certaines maladies contagieuses.
136. Hansgirg (A.). — Über den Polymorphisme der Algen. *Bot. Centralblatt*, 1885, 22, 246, et suite.
Relations génétiques entre une série « d'Algues ».
137. Harder (R.). — Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen *Nostoc punctiforme*. *Zeitschr. Bot.*, 1917, 9, 145-242.
Culture pure, sans bactéries, du *Nostoc punctiforme* du *Gunnera*.
138. Hariot (P.). — Les Chroolépidées. *Journ. de Bot.*, 1889, 3, 345, 366, 378, 393 ; 4, 50, 85, 178, 192 ; 5, 77, 288 ; 7, 216, 296.
139. Harmand (J.). — Catalogue descriptif des Lichens observés dans la Lorraine. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1894, 41, 43.
Le jeune thalle doit produire les gonidies.
140. Hedlund (T.). — Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen *Lecanora*, *Lecidea* und *Micarea*. *Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl*, 18, Afd. 3, n. 3, 1892, 104.
Chez le *Synalissa* l'hyphe pénètre dans la membrane gélatineuse des *Gloeocapsa* et y forme des suçoirs. Le protoplasme se retire devant l'hyphe qui y pénètre.
141. Hedlund (T.). — Über Thallusbildung durch Pyknoconidien bei *Catillaria denigrata* Fr. und *Catillaria prasina* Fr. *Bot. Centralbl.*, 1895, 63, 9-16.
Les pycnoconidies germent et forment des mycéliums. Il y a deux espèces de conidies dont les unes forment avec les gonidies des thalles, les autres n'en forment pas (haploïdes et diploïdes ?).
142. Hedlund (T.). — Über die Flechtengattung Moriola. *Bot. Centralbl.*, 1895, 64, 376.
Les hyphes brunes du thalle renferment une Algue du genre *Protococcus* ; chaque exemplaire individuellement dans une capsule. (Cystocarpophyte et cystocarpe).

Source : MNHN, Paris

143. Hedlund (T.). — Uber den Zuwachsverlauf bei kugeligen Algen während des Waehstums. Bot. Studier tiltegnode *F. R. Kjellmann* Upsala, 1906.

Cladonia de même que *Xanthoria* contiennent des gonidies cystococcoïde. L'« Algue » de *Xanthoria* vivant librement se multiplie par division végétative, la cellule-mère formant plusieurs cellules-filles. L'Algue du *Cladonia* par contre se multiplie par des zoospores nues qui sortent de la cellule-mère.

144. Henckel (A.). — Uber den Helotismus der Flechten. *Bull. Inst. biol. Unters. Perm.*, 1923, 1, 60.

Hyphes chasseuses qui se distinguent morphologiquement par leur manque de cloisons.

145. Herrmann (A.). — Die Entwickelung freier Soredien von Cladonien. *Beih. Bot. Centrablatt*, 1935, 53, Abt. A, 651-669.

Culture de sorédies de *Cladonia* en goutte suspendue.

146. Hicks (J. B.). — Contributions to the knowledge of the Development of the Gonidia of Lichens in relation to the unicellular Algae. *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, 1860, 8, 239 ; 1861 (new ser.), 1, 15.

Pénétration de l'hyphe (hyphe sporogène) dans les gonidies gloeocapsoïdes (gonimies) du *Cladonia pyxidata* (fusion sporogène). Corpuscules rouges mobiles dans des renflements de l'hyphe (progonidies). Zoospores. Production du Nostoc par le *Collema*. *Nostoc* peut produire de l'hyphe et se transformer en *Collema*. *Schizosiphon* dans de jeunes *Nostoc*.

147. Hildebrand (E.). — Uber einen *Chroolepus* mit Zoosporenbildung. *Bot. Ztg.*, 1861, 19, 81.

Formation de zoospores chez le Trentepohlia lagenifera.

148. Holle (G. von). — Zur Entwickelungsgeschichte von *Borrera ciliaris*. Dissertation Göttingen, 1849.

Germination des spores de l'*Anaptychia ciliaris* différente de ce qu'avait décrit Meyer [208].

149. Hue (A. M.). — Deuxième Expédition antarctique française (1908-1910) Charcot, Lichens, 1915.

Chez le *Physcia puncticulata* on peut voir la pointe de l'hyphe pénétrer dans la membrane du gonidium et s'enfoncer dans le nucléus.

150. Hue (A. M.). — Sur la variation des gonidies dans le genre *Solorina*. *C. R. Ac. Sc.*, 1910, 151, 332-334.

Le *Solorina crocea* a deux couches de gonidies superposées, chlorophycées supérieurement et cyanophycées inférieurement. Le *Solorina simensis* ne possède que des gonidies phycochromacées et produit un thalle fructifié.

151. Istvanffi (G. von). — Uber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. *Ber. der. d. Bot. Ges.*, 1895, 13, 459.

Constate un nucléus dans les spermaties des Lichens. Le mycélium formé par la germination des spermaties contient également un nucléus dans chaque cellule de ses filaments.

152. Itzigsohn (H.). — Die Antheridien und Spermatozoën der Flechten. *Bot. Ztg.*, 1850, 8, 393-394 ; 913-919.

Reconnaît la nature des spermogonies et spermaties.

153. Itzigsohn (H.). — Die *Nostoc*-Diamorphose. *Bot. Ztg.*, 1853, 11, 817.

Les *Nostoc* sont des formes de l'évolution des Nostochines.

154. Itzigsohn (H.). — Zur Frage über die Abgrenzung der niederen Gewächsklassen. *Bot. Ztg.*, 1854, 12, 76.

Sirosiphon et *Stigonema* font partie du cycle évolutif de la même plante. *Scytonema* et *Sirosiphon* sont d'origine lichénique. *Sirosiphon* se développe de cellules gloeocapsoïdes. *Nostoc* et *Collema* ont une relation génétique.

Source : MNHN, Paris

155. ITZIGSOHN (H.). — Wie verhält sich *Collema* zu *Nostoc* und zu den Nostochineen ? *Bot. Ztg.*, 1854, 12, 521-527.
Tous les Nostochinées dérivent probablement de gonidies de Lichens. Les gonidies évoluent en *Protococcus*, *Ulothrix* et *Prasiolia* tant qu'elles sont isolées, c'est-à-dire qu'elles se développent sans l'influence d'organes mâles. Par temps humide on trouve les gonidies libres entourées d'innombrables spermaties qui germent entre les gonidies et les entourent de filaments. Il considère les spermaties comme organes mâles et les gonidies comme organes femelles.

156. ITZIGSOHN (H.). — Die Gloeocapsen-und Chroococcus-Diamorphose. *Bot. Ztg.*, 1854, 12, 641.
Transformation de diverses formes de gonidies.

157. ITZIGSOHN (H.). — Skizzen zu einer Lebengeschichte des *Hapalosiphon Braunii*. *Act. Leop. Nat. Cur.*, 1855, 25, 249.
Le passage du *Hapalosiphon* au *Nostoc* correspond au développement des gonidies dans les céphalodies du *Stereocaulon* tel que le donne Fries [120].

158. ITZIGSOHN (H.). — *Gloeocapsa* und *Cladonia*. *Bot. Ztg.*, 1855, 13, 203-207.
Collema se développe de *Nostoc*, d'après Sachs, par des influences externes, d'après ITZIGSOHN par les filaments de la germination des spermaties. L'hyphe de *Cladonia pyxidata* ne produit pas de *Gloeocapsa*, ni ceux-ci des hyphes. Les *Gloeocapsa* sont produites par les *Scytonema*.

159. ITZGSOHN (H.). — *Sirosiphon saxicola*. *Hedwigia*, 1857, 20, 121.
Transformation du *Sirosiphon* en *Gloeocapsa* et de ceux-ci en *Nostoc*.

160. ITZIGSOHN (H.). — Phykologische Studien. *Kais Leop. Carol. Ak. der Naturf.*, 1857, 26, 135-166.
Sirosiphon silvestris entre de jeunes *Stereocaulon* et divers stades de son évolution. Exemple typique du cycle homogène du *Scytonema rubicundum*.

161. ITZIGSOHN (H.). — Kultur der Glaucogonidien von *Peltigera canina*. *Bot. Ztg.*, 1868, 26, 185-196.
Formation des gonidies glauques du *Peltigera canina* par les cellules des filaments de la médulle. Ces gonidies n'ont pas de nucléus, contrairement aux chlorogonidies. Culture des gonidies hors du thalle = *Gloeocapsa monococca* et *Polycoccus punctiformis*. Les glaucogonidies ne peuvent pas se transformer en chlorogonidies ni vice-versa.

162. JAAG (O.). — Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres *Parmelia* et *Cladonia*. Thèse n° 804 Inst. Bot. Univ. Genève, 1929.
Chaque espèce de Lichens est munie d'une gonidie spécifique à elle.

163. JAAG (O.). — Nouvelles recherches sur les Gonidies des Lichens. *C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 1928, 45, 28-32.
Les gonidies de *Parmelia caperata*, dont l'une avait poussé sur du chêne, l'autre sur un pommier, avaient des tailles différentes et se comportaient physiologiquement différemment. Vu les difficultés que présente la séparation des diverses espèces des *Parmelia* il semble s'agir de deux espèces différentes, vu que les deux étaient aussi légèrement différente de couleur. Aucune conclusion sûre ne peut en être tirée.

164. JAAG (O.). — *Botrydina vulgaris* Breb. eine Lebensgemeinschaft von Moosprotonema und Grünalgen. *Ber. Schweiz, Bot. Ges*, 1933, 42, 169-185.
Les rhizines sans chlorophylle des protonema de *Georgia* (*Tetraphis*) *pellucida* forment à leurs bouts des membranes cellulaires dans

Source : MNHN, Paris

lesquelles des Algues (*Coccomyxa*) sont englobées. Il semble s'agir des deux morphodes d'un gonimiophyte.

165. JAAG (O.). — Ueber die Verwendbarkeit der Gonidienalgen in der Flechtensystematik. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 1933, 42, 724-739.
Premiers essais d'emploi de la forme spécifique des Algues gonidiques dans la systématique des Lichens.

166. JANET (C.). — L'alternance sporophyto-gamétophytique de générations chez les Algues. Limoges, 1914.
Schéma du cycle évolutif des *Rhodophycées*. Nomenclature.

167. JENNINGS (A. V.). — On two new species of Phycopeltis from New-Zealand. *Proc. R. Soc. New-Zealand*, 1895, 3 ; *Proc. R. Irish Acad.*, 1895, ser. 3, 3, 753-766.
Concerne *Strigula complanata*.

168. JONES (J.). — An Investigation into the Bacterial Associations of some Cyanophyceae, with especial Reference to their nitrogen Supply. *Annales of Botany*, 1930, 44, 721-740.
Des bactéries dans l'enveloppe mucilagineuse des Cyanophycées.

169. KAJANUS (B.). — Morphologische Flechtenstudien. *Ark. Bot.*, 1911, 10, 4.
Périthalles du *Rhizocarpon geographicum* sur les moraines des glaciers.

170. KARSTEN (G.). — Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. *Ann. Buitenzorg*, 1891, 10, 1.
Les sporanges sont un peu différentes de celles décrites par WARD pour *Strigula complanata*.

171. KARSTEN (H.). — Das Geschlechtsleben der Pflanzen und die Parthenogenesis. 1860.
Chez le *Coenogonium* la fécondation de « l'Algue » se ferait par l'hypbe.

172. KEISSLER (K. von). — Die Flechtenparasiten. Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. 8, 1930.
Beaucoup des espèces décrites font probablement partie de périthalles.

173. KEISSLER (K. von). — Familie *Pyrenulaceae*. Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. 9, 1937.
Signale sur l'hypbe de l'*Arthopyrenia saxicola* des gonflements très réfringents (progonidies) et de l'hyphe toruleuse (cystocarpophyte). Des thalles avec et sans gonidies.

174. KERNER (v.). — Pflanzenleben, 1896.
Avec *Sphaerella nivalis* on trouve toujours mêlés des pollens de conifères (spores-pollen). Il considère la diosmose entre le spermoplasme et l'ooplasme comme fécondation et désigne le résultat comme fruit et non comme spore.

175. KILLIAN (C.) et WERNER (R. G.). — Cultures pures des Champignons de Lichens. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1924, 179, 1339-1342.
Les cultures des Ascospores de *Cladonia squamosa* ont donné des thalles qui montrent une moelle nettement distincte de l'écorce. A la surface il se forme des conidiophores produisant des conidies qui donnent naissance à de jeunes colonies.

176. KLEBS (G.). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Iena, 1896.
Le *Protosiphon* Klebs = *Protococcus botryoïdes* forme des zoospores. Par copulation celles-ci produisent selon les conditions extérieures (éclairage, température, correspondant à l'été ou à l'hiver) soit des spores lisses qui peuvent immédiatement germer, soit des hypnospores gibbeuses qui ne germent qu'après une certaine période de repos.

177. KNIEP (H.). — Die Sexualität der niederen Pflanzen. Differenzierung, Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Thallophyten. Iena, 1928.

Source : MNHN, Paris

178. Kohl (F. G.). — Ueber die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Iena, 1903.
Description très détaillée de la transformation des cellules des Cyanophycées en hétérocystes (cellules auxiliaires).
179. Kolumbe (E.). — Neue Untersuchungen über die Algenfortbewegung im Flechtenthallus. *Mikrokosmos*, 1926/27, 20.
Constate la présence d'hyphe pousseuse que Nienburg [238] avait trouvé chez le *Pertusaria*, dans le thalle du *Lecanora subfusca* et du *Parmelia furfuracea*. Il s'agit dans les deux cas d'hyphe gonidiogène dont il fait ressortir la riche teneur en plasme.
180. Koerber (G. W.). — Bemerkungen über individuelle Fortpflanzung der Flechten. *Flora*, 1841, 6, 17.
Transformation des chapelets de *Nostoc* en hyphe.
181. Koerber (G. W.). — Zur Abwehr der Schwendener-Bornet'schen Flechtentheorie. Breslau, 1874 ; *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1875, 22, 179 ; *Flora*, 1875, 124.
Deux espèces de gonidies chez beaucoup de Lichens. Les gonidies ne correspondent qu'à des algues à multiplication agame. Les spores des *Sphaeromphale* ne produisent en germant non des hyphes mais des éléments gonidiques.
182. Korniloff (M.). — Expérience sur les gonidies des *Cladonia pyxidata* et *Cl. furcata*. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 1913, sér. 2, 5, 114-132.
183. Kotte (J.). — Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). *Centralblatt f. Bakteriologie*, 1909, 2 Abt., 24, 76-86.
Les hyphes de certains parasymbiotes (cystocarpophytes ?) des Lichens sont colorées par l'iode d'une façon différente de celles du Lichen.
184. Krabbe (G.). — Entwickelung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. *Bot. Ztg.*, 1882, 40, 65-83, 89-99, 105-116, 121-142.
Origine des paraphyses et des ascogones chez *Baeomyces*, *Cladonia*, *Pertusaria* et *Phlyctis*.
185. Krabbe (G.). — Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Cladoniaceen. (Vorläufige Mitteilung). *Ber. der d. bot. Ges.*, 1883, 1, 64.
Les podéties des *Cladonia* ne font pas partie du thalle, mais forment avec les spermogonies et les apothécies les vraies fructifications. Le passage de l'hyphe ordinaire à l'hyphe ascogène est graduel.
186. Krabbe (G.). — Entwickelungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ascomyceten, 1891.
Spermogonies et apothécies se forment de la même façon ; ce n'est qu'après la formation de l'ascogone que l'on peut distinguer la future apothécie.
187. Kützing (F. T.). — Die Umwandlung niederer Algen-Formen in höhere. Haarlem, 1841.
Divers Lichens se développent du *Protococcus*. Transformation du *Nostoc* en *Collema limosum* et production du *Nostoc* par le *Collema*.
188. Kützing (F. T.). — Phycologia Generalis. Leipzig, 1843.
Relation entre gonidies et certaines Algues. *Protococcus crustaceus* forme des zoospores. *Gloeocapsa* se transforme en *Scytonema*. *Nostoc lichenoïdes* se transforme en *Collema limosum* ; *Nostoc commune* en *Collema scotinum* ; *Nostoc muscorum* en *Collema melaenum*. Transformation de *Lyngbya* en filaments hyphiques (hyphoplaste), de même que les enveloppes de *Euactis*, *Dasyactis*, *Geocyclus*, *Schizosiphon*, *Chtonoblastus*, *Phormidium* et *Gloeocapsa*.
189. Lang (E.). — Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten. *Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot.*, 1903, V, Abt. 1, 162-188.
Des cellules sphaeroïdales et des hyphes oléifères (progonidies)

Source : MNHN, Paris

dans différents Lichens. Hyphe supercortical — Deckhyphe — (ormodies). Hyphe toruleuse comme champignon parasite (cystocarpophyte).

190. Leighton (W. A.). — The Lichen-Flora of Great Britain. 1879.
Les gonidies sont formées dans les cellules des tout jeunes thalles et même dans des thalles plus vieux.

191. Letellier (A.). — Etude de quelques gonidies de Lichens. Thèse, Genève, 1917.
Le *Cystococcus* du *Xanthoria* est une autre espèce que celui des *Cladonia*.

192. Lindau (G.). — Ueber die Anlage und Entwickelung einiger Flechtenapothecien. *Flora*, 1888, 451.
Deux espèces de gonidies chez *Lecanora subfusca*, dont l'une (gonimie) genre *Gloeocapsa* est pénétrée par de l'hyphe (fusion sporogène). Paraphyses produites par les hyphes entourant l'ascogone.

193. Lindau (G.). — Die Bezichungen der Flechten zu den Pilzen. *Hedwigia*, 1895, 34, 195-204.
Les membranes ne sont pas altérées à la place du contact entre gonidies et hyphes.

194. Lindau (G.). — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gyrophora*. Bot. Untersuchungen, Festschrift für Schwendener, 1899, 19.
Il désigne par plectenchyme tous les tissus formés par des hyphes. Les premiers signes de la formation de l'apothécie se trouvent dans la partie inférieure de la couche gonidiale. Les ascogones sont formés par la médulle. Comme ascogone il désigne un filament qui se distingue un peu par sa forme des autres hyphes et qui produit des asques. Asques et paraphyses sont d'origine différente.

195. Lindsay (W. L.). — I. Memoir on the Spermogones and Pycnides of Filamentous, Fruticulose and Foliaceous Lichens. *Trans. R. Soc. Edinbg.*, 1859, 22, 101. — II. Memoir on the Spermogones and Pycnides of Crustaceous Lichens. *Trans. Linn. Soc.*, 1872, 28, 189.
Deux espèces de spermaties chez certains Lichens et des stylospores.

196. Lindsay (W. L.). — On Polymorphism in the fructification of Lichens. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, 1868, 8, 1-13.
Il distingue entre spermogonies qui produisent des spermaties et pycnides qui produisent des stylospores. Les gonidies peuvent se transformer en Algues.

197. Linkola (K.). — Kulturen mit Nostoc-Gonidien der Peltigera-Arten. *Ann. Soc. zool. bot. Fennicae Vanoma*, 1920, 1.
Formation d'hormogonies dans les *Nostoc* cultivés des gonidies du thalle de *Pelligera canina* et des céphalodies de *P. aphtosa*.

198. Linkola (K.). — Ueber die Thallusschuppen bei *Peltigera lepidophora* Nyl. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1913, 31, 52.
Les écailles du *P. lepidophora* ne sont pas comme le prétend Bitter des céphalodies, mais des isidies.

199. Liro (J. T.). — Können Algen in den Flechtenhyphen vorkommen ? *Finsk. Vetenskaps. Ak. Annales*, Ser. A, 6, 1.
Ses observations concernent en partie les progonidies.

200. Lotsy (J. P.). — Vorträge über botanische Stammesgeschichte gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Iena, 1907.
Phylogenèse des Algues et Floridées. Alternance des générations chez les Floridées. Générations haploïdes et diploïdes.

201. Malinovski (E.). — Sur la formation de la couche gonidiale dans les jeunes compartiments des Lichens épilithiques. *C. R. Soc. Sc. de Varsovie*, 1912, 5, fasc. 2.
Des hyphes spéciales (hyphes gonidiogènes) du *Lecanora glaucoma* poussent les gonidies du thalle dans la marge. Chez le *Rhizo-*

Source : MNHN, Paris

carpon les gonidies arrivent probablement du dehors dans cette zone.

202. MALME (G. O.). — Ein Fall von antagonistischer Symbiose zweier Flechtenarten. *Bot. Centralblatt*, 1895, 64, 46.
Le *Lecanora atriseda* Fr. est toujours lié à la présence du *Rhizocarpon geographicum* L. sur lequel il est parasite, mais les gonidies du *Rhizocarpon* ne sont pas incorporées dans le thalle du *Lenanora*.

203. MALME (G. O.). — Zur Kenntnis des Kampfes ums Dasein zwischen den Flechten. *Botanisk Notiser*, 1901, 163-179 ; *Bot. Centralblatt*, 1902, 89, 125.
Plusieurs exemples de parasitismes entre deux Lichens. La réaction avec l'iode permet souvent de suivre les deux hyphes qui réagissent de façon différente.

204. MAMELI (E.). — Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenica. *Atti. dell. Ist. Bot. d. R. Univ. di Pavia*, 1920, n. s., 17, 209-226.
Critique sans fondement des observations d'ELFVING [94].

205. MÄULE (C.). — Ueber die Fruchtanlage bei *Physcia pulverulenta*. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1891, 9, Heft 7.
Le début des apothécies se trouve sur la limite entre la zone gonidiale et la médulle.

206. METZGER (O.). — Untersuchungen über die Entwickelung der Flechtenfrucht. *Fünfstücks Beitr. z. wissen. Bot.*, 1903, 5, 108.
Les paraphyses de *Solorina saccata* procèdent du plectenchyme du cortex. Grandes cellules vert pâle (cellules auxiliaires) entre les premières hyphes ascogènes. Premiers stades des apothécies dans la partie inférieure de la couche gonidiale.

207. MEYER (A.). — Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe. *Bot. Ztg.*, 1902, 60, 139-178.
Les diverses fusions cytoplasmiques qui se produisent au cours de l'évolution rendent possible le déplacement de la caryogamie et son transfert dans les cellules qui précèdent la formation des spores. Définition du « Selbling » entité biologique.

208. MEYER (G. F. W.). — Die Entwickelung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. 1825.
A observé la fusion des filaments produits par les spores et la formation de « Keimfrüchte » (zygotes) à l'endroit de la fusion.

209. MEYER (F. J.). — Der Generationswechsel als Wechsel verschiedener Morphoden. *Ber. der. d. Bot. Ges.*, 1918, 36, 381-384.
La notion de morphode et du « Selbling » (entité biologique) facilite la compréhension de l'alternance des générations chez les Floridées.

210. MEYER (K.). — Zur Lebensgeschichte der *Trentepohlia umbrina*. *Bot. Ztg.*, 1909, 67, 25-43.
Formation de gamétanges globuleux sexuels et de zoosporanges pédicellés agames.

211. MINKS (A.). — Beiträge zur Kenntnis des Baues und Lebens der Flechten. I. Gonangium und Gonocystium, zwei Organe zur Erzeugung der anfänglichen Gonidien des Flechtenthallus. *Verh. der k. k. zoologischbotanischen Ges. in Wien*, 1876, 26, 477-600.

212. MINKS (A.). — Das Microgonidium. Ein Beitrag zur Kenntnis des wahren Wesens der Flechten. *Flora*, 1878, 61, S. 209 ff. und Basel, 1879.
Ces microgonidies rondes et verdâtres sont des progonidies telles qu'elles sortent du protoplasme de l'hyphe qui se transforment ensuite en gonidies nostocoïdes.

213. MINKS (A.). — Die Protrophie, eine neue Lebensgemeinschaft, in ihren auffälligsten Erscheinungen. Berlin, 1896.
Beaucoup de ces formes de protrophie sont sans doute des mor-

Source : MNHN, Paris

phodes de différentes générations de l'holophyte de Lichens. Quelques changements sur les avis qu'il donne en [211]. Description absolument confuse de l'évolution du *Rhizocarpon geographicum*.

214. MÖLLER (A.). — Ueber die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. *Unters. am Bot. Inst. K. Akad.*, Münster, 1887.
Les spermaties de tous les Lichens qu'il a cultivés ont germé et formé des mycéliums qui ressemblent à ceux formés par les spores. Il est regrettable qu'il n'ait pas eu l'idée de réunir des mycéliums formés de cette façon par les spermaties et par les spores d'une même espèce. Les hyphes montrent en culture et dans la nature des renflements (carpogones ?). Les deux mycéliums produisent des conidies qui peuvent reproduire de nouveaux mycéliums (homoplastes).

215. MÖLLER (A.). — Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomycelen. *Bot. Ztg.*, 1888, 46, 421-425.
La germination des spermaties de *Leptogium microphyllum* est encore plus lente que celle de toutes les espèces cultivées antérieurement.

216. MOREAU (F. et Mme F.). — Sur la formation de tubercules chez un Lichen, le *Peltigera horizontalis* Hoffm. *Bull. Soc. bot. de France*, 1915, 62, 233-235.
Les gonidies entraînées dans la couche médullaire provoquent la formation d'un tissu pseudoparenchymateux, semblable au cortex. (N'est-ce pas plutôt de l'hyphe gonidiogène qui forme des gonidies ?).

217. MOREAU (F. et Mme F.). — Sur la signification biologique des céphalodies des Lichens. *Bull. Soc. bot. de France*, 1915, 62, 249-250.
Céphalodies de la face inférieure du *Solorina saccata*.

218. MOREAU (F. et Mme F.). — L'évolution nucléaire et les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Peltigera*. *C. R. Ac. Sc.*, 1915, 160, 526.
Chez les *Peltigera* étudiés l'ascogone prend naissance aux dépens des hyphes de la médulle. Formation de l'hyphe ascogène et de l'asque.

219. MOREAU (F. et Mme F.). — Structure des Cyanophycées symbiotes des *Peltigeracées*. *Bull. Soc. bot. de France*, 1916, 63, 27-30.
Les détails de la constitution des Cyanophycées autonomes se retrouvent chez les Cyanophycées symbiotiques.

220. MOREAU (F. et Mme F.). — Les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Solorina*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1916, 162, 793.
Les parties fertiles de l'apothécie se développent aux dépens des hyphes de la couche gonidiale (médulle chez les *Peltigera*). Les paraphyses partent des couches de cellules isodiamétriques formées par les cellules superficielles des hyphes intergonidiennes ; les hyphes ascogènes partirent de ces mêmes couches de cellules.

221. MOREAU (F. et Mme F.). — Etude cytologique du développement de l'apothécie des *Peltigéracées*. *C. R. Ac. Sc.*, 1918, 166, 178.
Le développement de l'asque est pareil chez le *Solorina* et le *Peltigera*.

222. MOREAU (F. et Mme F.). — La biomorphogenèse chez les Lichens. *Bull. Soc. mycot. Fr.*, 1918, 54, 84-85.
Les céphalodies sont le résultat de l'action morphogénique d'un être vivant sur un autre.

223. MOREAU (F. et Mme F.). — Recherches sur les Lichens de la famille des Peltigéracées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1919, s. 10, 1, 29-136.
Chez le *Nephromium resupinatum* les débuts de la formation de la spermogonie se font dans le voisinage du bord de la médulle.

224. MOREAU (F. et Mme F.). — Les différents aspects de la symbiose lichénique chez le *Ricasolia herbacea* D.N. et le *Ricasolia amplissima* L. *C. R. Ac. Sc.*, 1920, 170, 1401-1404.
Description des Céphalodies.

Source : MNHN, Paris

225. Moreau (F. et Mme F.). — Recherches sur les Lichens de la famille des *Stictacées*. *Ann. Sc. nat.*, 10e sér,. Bot., 1921, 3, 297-374.
Absence de fécondation à l'origine des apothécies.

226. Moreau (F. et Mme F.). — Les différentes formes de la symbiose lichénique chez le *Solorina saccata* et le *Solorina crocea*. *Rev. gén. de Bot.*, 1921, 33, 81.
L'Algue est capable de provoquer chez le champignon la formation de tissus plectenchymateux, c'est à elle qu'est due la production du cortex. (C'est au contraire le tissu plectenchymateux — l'hyphe gonidiogène — qui produit les gonidies).

227. Moreau (F. et Mme F.). — Le mycélium à boucles chez les Ascomycètes. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, 174, 1072-1074.
Formation de boucles ou anses sur le flanc des hyphes ascogènes du *Parmelia acetabulum*.

228. Moreau (F. et Mme F.). — Recherches sur quelques Lichens des genres *Parmelia*, *Physcia* et *Anaptychia*. *Rev. gén. Bot.*, 1925, 37, 385-417.
Les hyphes de la couche gonidiale, ainsi que de la médulle ont chez le *Parmelia acetabulum* des cellules uninucléées. La première ébauche de l'apothécie se fait aux dépens des hyphes de la couche gonidiale. Il se forme des trichogynes, mais pas toujours.

229. Moreau (F. et Mme F.). — La reproduction sexuelle chez les Lichens du genre *Collema* et la théorie de Stahl. *C. R. Ac. Sc.*, 1926, 182, 802.
Le trichogyne ne se trouve pas toujours formé dans le *Collema nigrescens*. Description du développement de l'ascogone, auquel ne participent ni les spermaties, ni les anthérides.

230. Moreau (F. et Mme F.). — Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les champignons des Lichens. *Le Botaniste*, 1927, 19.
Deux types de formation de l'asque, le type *Collema* et le type *Peltigera*.

231. Moreau (F.). — Les Lichens, Morphologie, Biologie, Systématique. 1927.
Un aperçu des précieuses recherches des deux auteurs des articles précédents, surtout sur le développement de l'apothécie chez un certain nombre de Lichens.

232. Müller (J.). — Principes de classification des Lichens. Genève, 1862.
Dessins (non persuadants) de la formation des gonidies par l'hyphe chez l'*Omphalaria* et le *Synalissa*.

233. Müller (J.). — Un mot sur la question des gonidies. *Flora*, 1872, 90.
Collema est l'état complet, *Nostoc* l'état secondaire de cette plante dimorphe. Alternance partielle des générations.

234. Nägeli (C.). — Die neueren Algensysteme. Zürich, 1847.
Il classe les Lichens parmi les Algues, leur développement correspondant à celui des Stilophorées et des Fucées.

235. Neubner (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Caliciaceen. *Flora*, 1883, 41, 291, 307.
Le thalle des *Caliciacées* contient des *Cystococcus*, *Stichococcus* et *Pleurococcus*. Ce dernier peut se transformer en *Stichococcus*.

236. Neubner (E.). — Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanfänge der Calycieen. Wissensch. Beilage zum 4.Jahresber.d.K. Gymnasiums zu Plauen. 1893.
Désagrégation de l'hyphe en oïdies, corpuscules du genre des spermaties.

237. Nienburg (W.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. *Flora*, 1908, 98, 1-40.
L'hyphe ascogène chez les *Cladonia* se développe du carpogone, les paraphyses d'hyphes végétatives. Chez l'*Usnea* les deux se forment de l'ascogone.

238. Nienburg (W.). — Ueber die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechten-thallus. *Zeitschr. f. Bot.*, 1917, 9, 529-545.

Source : MNHN, Paris

Le *Pertusaria* transporte les algues de l'intérieur du thalle à l'aide d'hyphe pousseuse dans la marge. (L'hyphe pousseuse est de l'hyphe gonidiogène qui produit les gonidies). Chez l'*Evernia prunastri* l'hyphe envoie des suçoirs dans les gonidies.

239. NORMAN. — Fuligines lichenosae etler Moriolei. *Botan. Notis.*, 1872, 9.

240. NORMAN. — Allelositismus. *Kgl. norske Vidensk.-Selsk. Skrifter*, 1872, 243.

Les cellules terminales ou latérales de l'hyphe du *Moriola sanguifica* produisent des « gonioevster » (cystocarpe) qui produisent dans leur intérieur des gonidies (carpospores et gonimies). Les « gonionester » sont des granules thallins. Il met des potlens (spores-pollen) et des *Jungermannia* (hyphoplaste) en connexe avec le thalle.

241. NYLANDER (W.). — Synopsis methodica Lichenum. Paris, 1858.

Il est probable que l'influence fécondante des spermaties s'exerce plutôt sur les premiers rudiments du Lichen naissant, ou, si l'on veut, sur les éléments prothalliens.

242. NYLANDER (W.). — Circa evolutionem Collemaceorum Notula. *Flora*, 1868, 185.

Nostoc est un état primitif de *Collema*.

243. NYLANDER (W.). — Animadversio de Theoria Gonidiorum algologica. *Flora*, 1870, 52.

Les gonidies peuvent vivre d'une façon autonome hors du thalle. Les gonidies naissent dans les cellules parenchymateuses corticales des premiers glomérules thallins (granule thallin) qui se forment sur les filaments germes.

244. NYLANDER (W.). — Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Observationes. *Flora*, 1875, 302.

La naissance des gonidies dans la couche corticale peut être observée chez les *Umbilicaria*, *Physcia lithotéa*, *Ph. endococcina*, *Ph. pulverulenta*, *Psoroma hypnorum*.

245. NYLANDER (W.). — De gonidies et eorum formis diversis animadversiones. *Flora*, 1877, 353.

246. OLTMANNS (F.). — Morphologie und Biologie der Algen. 3 Bde, Iena, 1922.

On cherchera vainement des chapitres sur les « Algues » des Lichens dans cet ouvrage fondamental, d'où l'auteur les a volontairement ou instinctivement presque exclu. Les chapitres qui nous intéressent spécialement sont : Vol. 1 *Ulotrichales* (*Chaetophoreae*, *Coleochaetaceae*, *Trentepohlia*, *Chroolepus*, *Cephalaures*), Vol. 2, *Rhodophyceae*. Vol. 3, La cellule, la reproduction ; les algues hors de l'eau ; la symbiose.

247. PASCHER (A.). — *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, 1930, 73. *Mikrokosmos*, 1932-33, 55.

Etat amiboïde de nutrition animale dans l'évolution d'une algue. Ces amibes algiques ne se multiplient pas par scission, tout aussi peu que les zoospores.

248. PAULSON (R.) and HASTINGS (S.). — The Relation between the Alga and Fungus of a Lichen. *Journ. Linn. Soc.*, 1920, 44, 497-506.

Deux espèces de contact entre hyphes et gonidies : contact lâche et contact intime par suçoirs.

249. PAULSON (R.) and THOMPSON (P. G.). — The sporulation of gonidia in the Thallus of *Evernia prunastri*. Ach. *Trans. Brit Mycol. Soc.*, 1921, 7, 41-47.

Formation de spores (aplanospores) par les gonidies dans le thalle.

250. PEIRCE (G. J.). — The Nature of the Association of Alga and Fungus in Lichens. *Proc. Calif. Acad. Sc.*, 1899, ser. 3, 1, 207-240.

L'hyphe du *Ramalina reticulata* envoie des suçoirs dans les gonidies.

Source : MNHN, Paris

251. Poirault (G.). — Les communications intercellulaires chez les Lichens. *C. R. Ac. Sc.*, 1894, 118, 1362 ; *Bull. Soc. Mycol. de France*, 1894, 10, 131.
N'a jamais pu constater de connexion protoplasmique entre les gonidies et les hyphes qui les entourent, alors que ces connexions sont fréquentes entre les ramifications de l'hyphe.
252. Poulton (E. M.). — The structure and life-history of *Verrucaria margacea* Wahl. an aquatic Lichen. *Ann. of Bot.*, 1914, 28, 241-249.
Les spores germent dans le périthécium et les hyphes qui en sortent captent des gonidies en flottant dans l'eau.
253. Prinosheim (N.). — Neue Beobachtungen über den Befruchtungsakt der Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*. *Sitzber. d. K. Ak. der Wissensch. zu Berlin*, 1882, 885-890.
La fécondation chez ces plantes ressemble beaucoup à la fusion des filaments sporogènes avec les gonimies chez certains Lichens.
254. Rabenhorst. — Bestätigung der Spermatozoen von *Borrera*. *Bot. Ztg.*, 1851, 152.
Considère les mouvements des spermaties des Lichens comme indubitablement de « nature animale » et non brownien.
255. Radais (M.). — Sur la culture pure d'une Algue verte : formation de chlorophylle à l'obscurité. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, 130, 793-796.
Dans certains milieux de culture la multiplication du *Chlorella* se fait avec la même rapidité à la lumière et à l'obscurité et il se forme de la chlorophylle.
256. Redinger (K.). — Familie Arthoniaceae in Rabenhorst's Kryptogamenflora, 9, Abt. 2, 1. Teil.
Chez les Arthoniacées on trouve de jeunes thalles qui ne contiennent pas de gonidies.
257. Reed (M.). — Two new Ascomycetous Fungi parasitic of marine Algae. Univ. of California Publications. Botany, 1902, 1, n° 2.
Sur *Prasiola* et *Enteromorpha* vivent deux ascomycètes Si ceux-ci ne sont pas parasites, mais font partie du cycle évolutif, ces deux Algues, des Ulotrichales pourraient être d'assez proches parents des Lichens. (*Prasiola* forme deux espèces de spores).
258. Rees (M.). — Ueber die Entstehung der Flechte *Collema glaucescens*. *Monatsber der Berl. Acad.*, 1871, 523-533.
Les spores de *Collema glaucescens* semées à côté de *Nostoc lichenoïdes* ont envoyé leurs filaments germinatifs dans le mucilage du *Nostoc* et l'ont transformé en un thalle genre *Collema*.
259. Reinke (J.) — Abhandlungen über Flechten I-IV. *Pringsh. Jahrb.*, 1894, 26 ; 1896, 29.
Il considère le « champignon » dans les Lichens comme morphologiquement plus ancien que le thalle, celui-ci étant une acquisition du « consortium » ne peut pas être hérité comme l'asque, des Floridées, les ancêtres des champignons. Il base en conséquence la séparation des familles sur la forme des spores. (En réalité les ascospores sont les dernières acquisitions des Lichens.
260. Ruzika. — *Arch. f. Hyg.*, 1903, 1904, 1908 ; *Centralblatt f. Bakteriologie*, 1909, 11.
Il considère les cellules des bactéries comme une espèce de noyaux libres, conception qui pourrait bien aussi s'appliquer aux ormodies.
261. Sachs (J.). — Zur Entwickelungsgeschichte von *Collema pulposum* Ach. *Bot. Ztg.*, 1855, 12, 1-9.
Nostoc commune se transforme en *Collema pulposum*. Formation d'hyphe par les fitaments du *Nostoc*, spécialement par les hétérocystes. Les hyphes de *Cladonia pyxidata* produisent des *Gloeocapsa* qui forment le thalle.
262. Sántha (L.). — Ueber Flechtengonidien. *Mikrokosmos*, 1919/20, 13, 177.
Une bonne récapitulation des « Algues » qui forment des gonidies.

Source : MNHN, Paris

263. SÄTTLER (H.). — Untersuchungen über die Okologie und Phylogenie der Cladonien. *Hedwigia*, 1914, 54, 226-263, Taf. 5.7.
Enumération des lichens chez lesquels on a trouvé des carpogones et des trichogynes. Chez les *Cladonia* les spermaties et les spores ne sont pas des cellules encologiquement pareilles. Sexualisme.
264. SAUVAGEON (C.). — Sur l'état coccoïde d'un *Nostoc*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1892, 115, 322.
Cet état coccoïde du *Nostoc punctiforme* semble correspondre aux zoospores dans le cycle d'autres homoïoplastes.
265. SAUVAGEON (C.). — Sur le *Nostoc punctiforme*. *Ann. des Sc. nat.*, Sér. 8, 1897, 3, 366.
266. SCHAECHTELIN (J.) et WERNER (R. G.). — Développement et Biologie de l'*Abrothallus parmeliarum* Smft. *Bull. Soc. myc. Fr.*, 1926, 42, 233-243.
267. SCHAECHTELIN (J.) et WERNER (R. G.). — Etude sur les rhizines des Lichens phylloblastes. *Bull. Assoc. philom. Als.-Lorr.*, 1926/27
268. SCHMID (G.). — Das Verpilzen aerophiler Algen. Zum Flechtenproblem. *Flora*, 1933, 28, 211-234.
Le « champignon » et les « Algues mortes » dans le thalle des Lichens sont colorés en rouge par le Rouge neutre. Outre les gonidies vertes non colorées on en trouve aussi qui sont colorées en orange et en rouge (gonidies auxiliaires ou progonidies).
269. SCHMITZ (Fr.). — Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. *Sitzungsber. K. Akad. der Wissenschaften zu Berlin*, 1883.
Il désigne la cellule femelle des Floridées comme carpogone. La cellule qui porte le carpogone est la cellule hypogyne. Il considère la fusion des filaments sporogènes — Ooblastèmes — avec les cellules auxiliaires comme fécondation.
270. SCHNEIDER (A.). — Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with *Cycas revoluta*. *The botanic gazette*, 1894, 19, 25.
Les *Nostoc* qui vivent dans les tubercules de *Cycas* peuvent aussi former de la chlorophylle à l'obscurité.
271. SCHNEIDER (A.). — A Text-Book of General Lichenology. Binghampton, 1897.
Les suçoirs forment un filet ténu dans les gonidies qui entourent le plasme de la cellule sans y pénétrer.
272. SCHNEIDER (A.). — *Chroolepus aureus* a Lichen. *Bull. Torrey bot. Club*, 1905, 22, 328, 431.
Le *Chroolepus aureus* est traversé par un tissu de fines hyphes (Mixtion sporogène).
273. SCHWENDENER (S.). — Ueber den Bau und das Wachstum des Flechtenthallus. *Vortrag. in d. naturf. Ges. in Zürich*, 1860.
274. SCHWENDENER (S.). — Untersuchungen über den Flechtenthallus. *Nägeli's Beitr. zur wissensch. Bot. Leipzig*. 1860/68. — I. Strauchartige Flechten, 1860, 2, 109-186 ; II. Laubartige Flechten, 1863, 3, 127-198 ; 1868, 4, 161-202.
Les gonidies sont formées par les hyphes, non par leurs cellules terminales, mais par des cellules latérales comme des branches. Cet avis donné dans la partie I, il le confirme dans la partie II, 1863. Dans la troisième partie, parue en 1868, après le revirement de ses idées, il affirme que ce développement gonidial des hyphes n'avait jamais été observé et que la liaison qui existe entre les hyphes et les gonidies peut être produite après coup. Les sorédies sont formées comme les gonidies par l'hyphe.
275. SCHWENDENER (S.). — Ueber *Ephebe pubescens*. *Flora*, 1863, 241.
Les gonidies se multiplient par scission. Une nouvelle formation de gonidies n'a probablement lieu que dans les jeunes thalles formés par des spores.

Source : MNHN, Paris

276. SCHWENDENER (S.). — Ueber den angebliehen Protothallus der Krustenflechten. *Flora*, 1866, 49, 401-412.
C'est dans ses recherches sur le *Sporostatia Morio* R. = *Biatorella cinerea*, que, pour la première fois, il croit pouvoir constater le dépérissement des gonidies en voyant parmi les gonidies de relativement grandes cellules ovales ou masses cellulosiques, car il y en avait qui lui paraissaient complètement solides, et qui étaient de la même façon que les gonidies, reliées aux hyphes. (Ce sont des progonidies qu'il avait vues et qui sont bien visibles dans cette espèce). C'est à partir de ce moment qu'il forme sa théorie du parasitisme du champignon sur l'Algue, à laquelle se rallie DE BARY en 1868. Pour le *Rhizocarpon* il confirme toutefois encore la formation de gonidies à l'intérieur du thalle.

277. SCHWENDENER (S.). — Ueber den Bau des Flechtenthallus. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*, Aarau, 1867, 81.
Premier exposé de sa théorie du parasitisme du Champignon sur l'Algue.

278. SCHWENDENER (S.). — Ueber die wahre Natur der Flechten. *Verh. schweiz. Naturf. Ges.*, Rheinfelden, 1867, 88-90.
Enumération plus détaillée des raisons qui l'ont amené à sa théorie.

279. SCHWENDENER (S.). — Ueber die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. *Bot. Ztg*, 1868, 26, 289-292.
Les gonidies sont identiques aux Algues que FAMINTZIN et BARANETZKY [102] ainsi que ITZIGSOHN [161] ont examinées. Mais tandis que ceux-ci en concluent qu'il faut biffer ces algues de la liste des plantes autonomes et les considérer comme gonidies vivant librement, SCHWENDENER conclut que les Lichens sans exception ne sont pas des plantes autonomes, mais des Ascomycètes auxquels les dites Algues — de l'autonomie desquelles il ne doute pas — servent de plantes nourricières.

280. SCHWENDENER (S.). — Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel, 1869.
Classification comme Algues des types principaux des gonidies des Lichens. Il ne croit pas à la transformation d'un type dans un autre. Les céphalodies sont formées par suite de l'irritation produite par des algues amenées du dehors par le vent.

281. SCHWENDENER (S.). — Erörterungen zur Gonidienfrage. *Flora*, 1872, 55, 161-166, 177-183, 193-202, 225-234.
Il a constaté sur plusieurs espèces la transformation de *Nostoc* en *Collema*, de même que de *Chroococcus* en *Omphalaria* (= *Thyrea*), et de *Scytonema* ou *Rivularia* en *Racoblenna* = *Placynthium*, par suite de leur envahissement par de l'hyphe.

282. SCHWENDENER (S.). — Die Flechten als Parasiten der Algen. *Verh. Schweiz. Naturf. Bes. Basel*, 1873, Teil V, 551-557.
Une récapitulation de ses idées publiées jusqu'à cette époque.

283. SERNANDER (R.). — Om nagra former for art och varielelsbildnung hos lafvarna. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1907, 97-115, 135-186.
Pseudo-céphalodies du *Lecanora gelida*.

284. SMITH (A. L.). — Lichens. Cambridge Botanical Handbooks, 1921.
Bon livre, mais de conception absolument schwendenerienne.

285. SPEERSCHNEIDER (J.). — Zur Entwickelungsgeschichte der *Hagenia ciliaris*. *Bot. Ztg.*, 1853, 11, 705-711, 721-730 ; 1854, 12, 593, 609, 625.
Cultive les gonidies hors du thalle. Dans le thalle il constate la présence de gonidies hyalines outre les vertes. La gonidie dans sa jeunesse est toujours étroitement reliée à l'hyphe, par laquelle elle est formée. Au début elle n'est jamais logée librement entre les filaments hyphiques. Ses cultures du thalle à partir de la spore contenaient probablement aussi des spermaties.

Source : MNHN, Paris

286. Speerschneider (J.). — Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der *Usnea barbata dasypoga* Fr. *Bot. Ztg.*, 1854, 12, 193, 209, 233.
Les gonidies sont formées par l'hyphe de la couche corticale.
287. Speerschneider (J.). — Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der *Parmelia acetabulum* Fr. *Bot. Ztg.*, 1854, 12, 481, 497.
Les gonidies encore attachées aux hyphes qui les ont produites sont plus faciles à voir chez cette espèce que chez d'autres. Il ne sait pas s'il doit considérer les cellules hyalines comme jeunes gonidies (progonidies) ou comme développements anormaux.
288. Speerschneider (J.). — Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen über *Ramalina calicaris* Fr. *Bot. Ztg.*, 1855, 13, 345-354.
Médulle et cortex ne sont que des modifications de la même hyphe. La formation des gonidies par l'hyphe est facile à observer.
289. Speerschneider (J.). — Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen der *Peltigera scutata* Kbr. *Bot. Ztg.*, 1857, 15, 521, 537, 561.
Formation de gonidies à l'intérieur des cellules du cortex.
290. Stahl (E.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. I. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Coltemaceen. II. Ueber die Bedeutung der Hymenialgonidien. Leipzig, 1877.
I. Le carpogone du *Collema microphyllum* possède un trichogyne sur la pointe duquel se collent les spermaties. Chez le *Physma compactum* les spermogonies peuvent se transformer en apothécies.
II. Les gonidies hyméniales de l'*Endocarpon pusillum* sont formées par les gonidies du thalle (?). Les spores germant en présence de gonidies hyméniales forment des thalles complets. (*Thelidium minutulum* semble être le périthalle de l'*Endocarpon*).
291. Stahlecker (E.). — Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. *Beitr. Z. wissensch. Bot. v. Fünfstück*, 1903, 5. 405-451.
Deux hyphes colorées autour de jeunes *Rhizocarpon* (cystocarpophyte et hyphe gonidiogène) qui corrodent le Quartz. Il n'a jamais trouvé de spore germant sur le Quartz, seulement une fois sur du bois pourri.
292. Steinecke (Fr.) — Die Sero-Diagnostik als Hilfsmittel botanischer Verwandtschaftsforschung. *Der Naturforscher*, 1925/26, 64.
293. Steiner (J.). — *Verrucaria calciseda. Petractis exanthematica.* Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Krustenflechten. Klagenfurt. 1881.
Les gonidies de *Petractis clausa*, des *Scytonema*, sont produites par l'hyphe du thalle. (*Scytonema* n'est pas gonidie de *Petractis* mais mioplaste : c'est donc le « *Scytonema* » qui se transforme en hyphe et non l'inverse).
294. Steiner (J.). — Ueber die Funktion und den systematischen Wert der Pycnoconidien der Flechten. Wien, 1901. *Bot. Zentralblatt*, 1902, 89, 423.
Il considère les spermaties comme asexuelles puisqu'elles germent et puisqu'elles manquent à certains Lichens, p. ex. *Thelidium* et *Polyblastia*. (Ces deux « Lichens » sont très probablement des périthalles).
295. Stitzenberger (E.). — Notizen über *Protococcus crustaceus. Hedwigia*. 1852, 1, 78.
Formation de zoospores dans les cellules de *Protococcus crustaceus*.
296. Stitzenberger (E.). — Versuch zur Bereinigung der Terminologie für die Fortpflanzungsorgane der blütenlosen Pflanzen. *Flora*, 1861, N° 13, 14, 15.
297. Strato (C.). — Ueber Wachstum und Regeneration des Thallus von *Peltigera canina. Hedwigia*, 1922, 63, 11-42.
Bons dessins du connexe entre les cellules corticales avec l'hyphe

Source : MNHN, Paris

de la médulle, d'où il tire la conclusion erronée que le cortex est formé par les hyphes de la médulle, alors qu'en réalité c'est le contraire.

298. SUTHERLAND (G. K.). — New Marine Fungi on *Pelvetia*. *The new Phytologist*, 1915, 14, 33-42.
Sur *Pelvetia canaliculata* il trouve quatre espèces d'ascomycètes. (Si ceux-ci font partie du cycle évolutif les *Fucus* pourraient être assez proches parents des Lichens).

299. SVEDELIUS (N.). — Ueber den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. *Svensk. Botanisk Tidskrift*, 1911, 5, 260.
Considère la tétraspore comme faisant partie du cycle évolutif, et non, tel que OLTMANNS, comme fructification auxiliaire.

300. THOMAS (N.). — Notes on *Cephaleuros*. *Ann. of Bot.*, 1913, 27, 781-792.
Cette « algue » fait probablement partie de l'holophyte de *Strigula complanata*.

301. THURET (G.). — Note sur le mode de reproduction du *Nostoc verrucosum*. *Ann. Sc. nat.*, 3e sér., Bot., 1844, 2, 319.
Reproduction d'un *Nostoc* aquatique.

302. THURET (G.). — Observations sur la reproduction de quelques Nostochacées. *Mém. Soc. imp. Hist. nat. Cherbourg*, 1857, 5, 1-3.
Cycle du *Nostoc* homophyte. Formation de sporanges.

303. THWAITES (G. H. K.). — On the gonidia of Lichens. *Ann. of Nat. History*, ser. 2, 1849, 3, 219-222.
La ressemblance des gonidies avec des algues n'est qu'un parallélisme ; les gonidies forment une partie essentielle des Lichens nécessaire à leur vie.

304. TOBLER (F.). — Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1909, 27, 421-427.
Le mycélium provenant des spores de *Xanthoria parietina* ne forme de pariétine qu'en présence de gonidies.

305. TOBLER (F.). — Ueber den Begriff Symbiose in der heutigen Biologie. *Aus der Natur*, 1910/11, 6, 409.
Les sorédies de *Cladonia* peuvent végéter longtemps avant de former un vrai thalle (manque d'hyphe gonidiogène).

306. TOBLER (F.). — Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1911, 29, 3-12.
Les gonidies des Lichens peuvent transformer dans l'obscurité les produits fournis par l'hyphe — oxalates — en chlorophylle.

307. TOBLER (F.). — Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.*, 1911, 49, 389-416.
L'hyphe du *Phacopsis*, parasite sur l'*Evernia vulpina*, se colore en bleu par l'iode, celle du Lichen en jaune.

308. TOBLER (F.). — Biologie der Flechten, 1925.

309. TOBLER (F.). — Biologische Flechtenstudien. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1919, 37, 364-368.
Développement du *Cetraria glauca* de la sorédie jusqu'au thalle.

310. TOBLER (F.). — Schwendeners Flechtentheorie und die heutige Auffassung. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1920, 38, 10.
La théorie de SCHWENDENER a amené une étude des Lichens uniquement du point de vue de la relation entre les gonidies et les hyphes. L'étude des états imparfaits des Lichens dans la nature a été complètement négligée. Outre les Algues normales on trouve dans le thalle des algues malades, difformes, vivantes ou mortes ainsi que des vivantes devenues plus ou moins hyalines. Ces dernières sont moins enveloppées par l'hyphe.

311. TOBLER (F.). — Der Fall des *Chlodecton sanguineum* (Sw.). Wainio. Ein Beitrag zur Stoffwechselphysiologie der Flechten. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, 1931, 49, 158-166.
Contient des *Trentepohlia* comme « Algue » (gonimie), mais également d'autres « Algues ». Ne fructifie pas.

Source : MNHN, Paris

312. Tobler (F.). — Pilz und Alge bei *Chiodecton sanguineum* (Sw.) Wainio, eine grundsätzliche Erörterung über die Entstehung der Flechten. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, 1931, 49, 274-281.
Pas de vraie formation de thalle, champignon et gonidies lrentepohloïdes lâchement enchevêtrées (gonimiophyte).
313. Treboux (O.). — Organische Säuren als Kohlenstoffquelle bei Algen. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1905, 23, 432.
Certaines algues-gonidies peuvent assimiler dans l'obscurité des acides organiques.
314. Treboux (O.). — Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtensymbiose. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1912, 30, 69-80.
Il n'y a aucune différence physiologique de nulrition entre la gonidie et l'algue libre.
315. Treub (M.). — Licheneneultur. *Bot. Ztg.*, 1873, 31, 721-727.
Les hyphes pénètrent dans les gonidies ou les enveloppent plus ou moins.
316. Treub (M.). — Onderzoekingen over de Natuur der Lichenen. *Nederl. Kr. Arch.*, 2 ser., 1874, 1.
Ses eultures de spores n'onl produit que des hyphes. Celles-ei avec des gonidies d'une espèce étrangère, n'ont rien donné en eulture en vase clos ; tandis qu'à l'air libre il a obtenu de jeunes thalles, mais sans aucun eonnexe entre l'hyphe et les gonidies. (Gamétophyte comme saprophyte sur les gonidies).
317. Tulasne (L. R.). — Note sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les ehampignons. *C. R. Acad. Sc.*, 1851, 32, 427-470. *Ann. Sc. nat.*, 3e sér., 1851, 15, 370.
Les spermogonies sont les organes mâles des Liehens. Leur abondanee sur presque tous les thalles ne permet pas d'admettre qu'il s'agisse d'organes sans importanee pour la vie des Liehens. Il n'était pas arrivé à faire germer les spermaties.
318. Tulasne (L. R.). — Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. *Ann. des Sc. nat.*, 3e sér., 1852, 17, 5-128, 153-249.
Les gonidies naissent direetement des filaments de la médulle. Périthalle de *Cladonia* obtenu en cultures. Il a obtenu des lhalles complets du *Verrucaria muralis* en partant des spores (présence de spermaties !). On pourrait voir dans les filaments-germes des Liehens une sorte de suspenseur engendrant à ses extrémités ou latéralement l'embryon du Lichen (eystoearpe).
319. Uhlir (V.). — Ueber Isolation der Algen aus den Collemaceen. *Ziva*, 1915, 233 ; *Bot. Centralblatt*, 1915, 129, 379.
Culture des *Nostoc* sur gel de silice pour enlever les bactéries.
320. Van Tieghem. — Observation à propos d'une communication de M. Weddell. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1874, 21, 348.
Le Lichen et le champignon eonstituenl un consortium de parasitisme réciproque.
321. Ventenot (E P.). — Tableau du règne végétal. Paris, vot. tt, 1794, 36.
Classe les Lichens parmi les Algues. Les Liehens mueilagineux tel que le *Collema* ne sont que des *Nostoc* ehangés de forme.
322. Viehoever (A.). — Ueber den Naehweis von Chitin bei Bakterien. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges*, 1912, 30. 443.
La membrane des bactéries contient de la chitine.
323. Vouk (V.). — Zur Kenntnis der mikrochemischen Chitin-Reaktion. *Ber. d. deutsch Bot. Ges.*, 1915, 33, 413.
Il trouve de la chitine ehez les Phyeomyeètes, Aseomyeètes el Basidiomycètes. La membrane des spores ne eontient pas de chitine.

Source : MNHN, Paris

324. VUILLEMIN (P.). — Les bases actuelles de la systématique en Mycologie. *Progressus rei Botanicae*, Leiden, Vol. 2, 1907.
325. WAINIO (E. A.). — Etudes sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brésil. *Acta Soc. Faun. et Fl. Fenn.*, Helsingfors, 1890.
326. WAINIO (E. A.). — Monographia Cladonariuun universalis. Helsingfors. I. 1887. II. 1894. III. 1897
L'hyphe en contact avec les gonidies produit les organes de la fructification.
327. WAHLBERG (A.). — Ueber die Apothecienentwickelung bei einigen Flechten der Gattungen *Anaptychia* und *Physcia*. *Ofversigt of Finska Vet. Soc. Förhandlingen*, 1901, 44, 91-120.
Les hyphes ascogènes de l'*Anaptichya aquila* sont souvent entourés de cellules pauvres en plasme et flétries, peut-être vidées par les hyphes ascogènes. (Gonidies auxiliaires).
328. WALLERT (K.). — Beiträge zur Symbiose von Hyphen und Gonidien im Lichenenthallus. *Bot Archiv.*, 1931, 33, 310.
Dans les pointes des thalles de Lichens examinés il constate qu'il y a plus (60 p. 100) de gonidies « mortes » (gonidies auxiliaires) que dans les parties plus anciennes (32 p. 100). (Progonidies).
329. WALLROTH (J. M.). — Naturgeschichte der Flechten, 2 Bde, 1825/27.
Les gonidies sont produites par l'hyphe ; elles peuvent vivre hors du thalle il les considère comme organes de multiplication. Le *Protococcus crustaceus* produit des zoospores.
330. WARD (H. M.). — On the structure, development and life-history of a tropical epiphyllous lichen (*Strigula complanata* Fée). *Trans. Linnean Soc. of London*, 2 ser., Bot., 1884, 2, 87
Très bons dessins comprenant presque l'holophyte complet de ce Lichen.
331. WARÉN (H.). — Reinkultur von Flechtengonidien. *Ofversigt of Finska Vetensk. Soc. Förhandlingen*, 1920, 61, sect. A, N. 14.
Les « algues » vert clair et vert foncé qu'il a obtenues par la culture de gonidies font supposer qu'il a cultivé de quelques Lichens le gonidiophyte en même temps que le gonimiophyte. Multiplication par spores mobiles (zoospores) et immobiles (autospores). Par des influences extérieures les zoospores, au début de leur formation, peuvent être transformées en autospores. Une séparation stricte entre multiplication végétative et formation de spores n'est pas possible.
332. WARÉN (H.). — Beobachtungen bei Kultur von Flechtenhyphen. *Finks. Vetensk. Soc. Förhandl.*, 1921, 62, A. 1-9.
Les renflements, aux hyphes qu'il cultive (hyphes gonidiogènes) pourraient bien être des progonidies auxquelles il ne manque que les ormodies pour former des gonidies.
333. WEDDELL. — Quelques mots sur la théorie algolichénique. *C. R. Acad. Sc.*, 1874, 79, 1172.
334. WERNER (R. G.). — *Xanthoria parietina*, Lichen, son champignon en culture pure. *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 1925, 41, 385.
335. WERNER (R. G.). — Sur la multiplication par conidies dans les cultures pures de champignons de Lichens Congrès Soc. sav., Poitiers, 1926.
336. WERNER (R. G.). — Symbiose obligatoire ou vie indépendante des champignons de Lichens. *C. R. Acad. Sc.*, 1927, 184, 837.
Les « champignons » cultivés de l'ascospore des Lichens ne forment pas de spermogonies, mais des conidiophores. Ces hyphes ne sont donc pas parcils à celles du thalle qui produisent des spermogonies.
337. WERNER (R. G.). — Recherches biologiques et expérimentales sur les Ascomycètes de Lichens. Thèse, Paris, Mulhouse, 1927.
Très belles cultures de gynogamétophytes et de quelques homo-

Source : MNHN, Paris

gynogamélophytes de treize espèces de Lichens. Certains filaments deviennent très gros et s'arrondissent jusqu'à ressembler à des gonidies (carpogones). Formation de conidies par les hyphes des gamélophytes.

338. WERNER (R. G.). — Etude comparative de la germination des spores de Lichens. *Bull. Soc. myc. Fr.*, 1930, 46, 199-206.
Attribue la germination des spores des environ 20 espèces cultivées à la maturité des spores. La plus grande partie des spores germaient de mars en juin (influence de l'éclairage).

339. WERNER (R. G.). — Sur la formation des Lichens. *C. R. Acad. Sc.*, 1930, 191, 1361.
Formation de quelques homothalles.

340. WERNER (R. G.). — Histoire de la synthèse lichénique. *Mémoires Soc. Sc. Nat. du Maroc*, 1931, n° 17.
Il a observé la formation dans la nature d'homothalles du *Caloplaca vitellinula* Oliv. et du *Lecania cyrtella* Wain. par les hyphes provenant de la germination des spores et qui se réunissent avec des gonidies. (Gamétophyte vivant sur les gonidies comme substratum).

341. WERNER (R. G.). — Etude sur les paraphyses des Lichens et leur rôle dans la physiologie de l'Apothécie. Mulhouse, 1924.
Le mécanisme de l'éjaculation des spores ne fonctionne pas au moment de l'humection de l'apothécie, mais lors de sa dessiccation.

342. WILDEMANN (E.). — Mémoires sur les Chroolepidées. *Bull. Soc. bot. de Belgique*, 1888, 71 ; 1889, 67 ; 1894, 28 ; 1897.
L'espèce décrite sous le nom de *Hansgirgia flabelligera* ressemble au *Strigula complanata*.

343. WILLE (N.). — Ueber die Schwärmzellen und deren Kopulation bei *Trentepohlia*. *Botanisker Notiser*, 1878, 165 ; *Pringsh. Jahrb.*, 1887, 18, 426.
Trentepohlia umbrina produit des zoospores qui s'accouplent.

344. WILLE (N.). — Ueber die Zellkerne und Poren der Wände bei den Phycochromaceen. *Ber. der d. Bot. Ges.*, 1883, 1, 243.
Il constate des perforations entre les cellules d'un *Stigonema*, avec communication du protoplasme, qu'il compare à ceux des Floridées. Lorsque *Stygonema* se transforme en *Gloeocapsa* les communications disparaissent par gélatination.

345. WILLE (N.). — Algologische Notizen. *Nyt. Magazin. Naturw.*, 1913, 51, 1-26.
Protococcus ne contiendrait pas de pyrénoïde et ne produit pas de zoospores.

346. WINTER (G.). — Ueber di Gattung *Sphaeromphale* und Verwandte. Ein Beitrag zur Anatomie der Krustenflechten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1876, 10, 245-274.
Démontre l'erreur de KÖRBEN [181] qui considérait *Sphaeromphale* comme un lichen sans hyphe, de même que son avis que les spores produisaient des éléments gonimiques (vertes) alors que celles-ci produisent des hyphes (cf. les constatations sur les gonidies hyméniales). Il trouve deux espèces de gonidies hyméniales dans les périthécies.

347. WINTER (G.). — Lichenologische Notizen. I. Cephalodien von *Sticta* und *Solorina*. *Flora*, 1877, 60, 177-184, 193-203. II. Flechtenparasiten. *Flora*, 1877, 60, 209-214.
Dans de jeunes céphalodies il trouve des membranes vides qui sont encore en connexe avec les cellules voisines et d'autres à double contour, donnant la réaction des hétérocystes. Beaucoup de détails intéressants pour l'étude des céphalodies.

348. WORONINE (M.). — Recherches sur les gonidies du Lichen *Parmelia pulverulenta* Ach. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 5, 1872, 16, 317-325.

Source : MNHN, Paris